HALIOTIS



1972 _ VOL. 2 _ N°2.

COLLOQUE DE BESANÇON MAI 1972

"Le Calcium chez les Mollusques"

SOCIÉTÉ FRANÇAISE de MALACOLOGIE
55, RUE BUFFON
PARIS-5e

année de publication : 1974



DIRECTIVES GENERALES POUR LA REDACTION DES MANUSCRITS EDITES DANS LA REVUE " HALIOTIS "

I - PREPARATION DES TEXTES.

Haliotis a un format 21 x 29,7 cm. La composition est faite en une colonne par double frappe d'une machine ayant la possibilité de justification (IBM Direction par ex.). Justification du texte : 150 x 230 mm.

Haliotis comprend : des figures au trait, des photographies en simili gravure placées dans le texte, des planches photographiques hors texte en simili gravure ou autres précédés au format de 160 x 250 mm.

1 . Dactylographie du manuscrit. - Il est recommandé aux auteurs d'Haliotis :
- de bien vouloir dactylographier la copie de façon uniforme ;
- d'espacer les lignes d'au moins deux interlignes ;
- de n'écrire aucun titre en majuscule ;
- de ne rien souligner dans le texte exception faite pour le cas où l'auteur désire mettre en évidence une ligne ou une portion de ligne et pour les noms devant venir en italique ;
- de numéroter les paragraphes avec une graphie simple (un point, un espace) ; exemples : I., 1., a., ; éviter les graphies telles que 1.-, 1), 1°), 1 : .

2 . Correction des épreuves. - Les auteurs d'Haliotis recevront une seule épreuve pour correction. Il s'agit d'une épreuve sur "cadres" dans laquelle ils signaleront les erreurs. Les corrections d'auteurs - celles qui modifient la copie - seront facturées aux auteurs.

II - REDACTION DES TEXTES.

1 . Auteurs. - Le nom d'auteur, lié au titre, sera accompagné du prénom en toutes lettres. Une note infrapaginale précisera son attache professionnelle et son adresse.

Exemple : Jean-Claude FISCHER ( )

en note infrapaginale : ( ) Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle .....

2 . Résumés. - Tous les articles présentés dans Haliotis doivent être précédés d'un résumé rédigé dans la langue originelle de l'article. Sa traduction en anglais est OBLIGATOIRE. Il doit être nécessairement un résumé de résultats et non un résumé d'objet ou de contenu.

3 . Références bibliographiques. - Il est préférable de nommer "références bibliographiques" la liste des ouvrages cités dans le texte plutôt que "bibliographie", terme impropre. Les publications seront classées par ordre alphabétique et non par ordre chronologique ou par ordre d'appel dans le texte. Chaque référence bibliographique comportera la succession suivante : . le nom de l'auteur en capitale, suivi de l'initiale de son prénom et d'une virgule ; . l'année suivie d'un point-tiret ; . le titre complet de l'ouvrege, en romain suivi d'un point ; . le titre de la revue, abrégé suivant les règles du code d'abréviation des périodiques (AFNOR, NF-Z 44 ; ISO, R-4, 1953) ; ou bien celui de l'éditeur, en italique, suivi de édit., en italique et de la ville d'édition ; . la série, le tome, le volume, etc... suivis d'une virgule ou de : . les pages ; . les illustrations diverses. Exemples :

MENOT J.C. et RAT P., 1967. - Sur la structure du complexe récifal jurassique de la vallée de l'Yonne. C.R. Acad. Sci, Paris, sér. D, 264 (23) : 2620-2623, 1 fig.

TERMIER H. et TERMIER G., 1952. - Histoire géologique de la biosphère. Masson édit., Paris, 721 p., 36 cartes, 8 lith., 117 fig. (éventuellement le souligné remplace l'italique).

4 . Index et tables. - Toute publication (en dehors des notes courtes) sera accompagnée d'un sommaire. Désormais, celui-ci sera placé en début de texte, avant le résumé. La table des illustrations ne devient nécessaire que si les illustrations sont suffisamment nombreuses.

III - FIGURES DANS LE TEXTE.

Les dessins et cartes doivent être faits sur bristol blanc ou calque à l'encre de chine. Ils doivent être prévus pour une réduction finale de 1/2 au maximum (la hauteur des lettres et des chiffres ne devra pas être inférieur à 1,5 mm après réduction). Les photographies seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge du manuscrit.

IV - PUBLICATION.

Les textes non conformes à ces prescriptions seront retournés aux auteurs. L'acceptation définitive des manuscrits se fait après avis du Comité de lecture. Il pourra être demandé aux auteurs une contribution financière pour les planches importantes (photos) dont la reproduction est très coûteuse.

H A L I O T I S

COLLOQUE de BESANÇON

25-26 mai 1972

"LE CALCIUM CHEZ LES MOLLUSQUES"

Rapports et communications

1ère partie : rapports

2ème partie : communications

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 51-79 (1972)

ULTRASTRUCTURE DES COMPOSANTS ORGANIQUES DES COQUILLES DE MOLLUSQUES

par Ch. GREGOIRE*

Dans un travail fondamental, base des recherches actuelles sur l'architecture des coquilles des mollusques, Bøggild (1930) a classé les différents modes d'agrégation cristalline dans ce matériel en huit types de structures aragonitiques ou calcitiques.

La littérature consacrée aux trames organiques associées à ces différents types d'architecture minérale, résumée ci-dessous, a été examinée en détails dans des articles parus dans Biological Reviews (1967) et Chemical Zoology (1972a).

I - Composants organiques des prismes.

Les prismes sont entourés de fourreaux organiques (von Nathusius - Königsborn, 1877 ; Moynier de Villepoix, 1892). Au cours de la décalcification, les fourreaux apparaissent sous l'aspect de tubes vitreux, de section polygonale, de consistance molle dans les prismes isolés ou rigide au niveau des prismes agglomérés (Grégoire, 1961b, fig. 2-17). Des stries transversales, d'épaisseur inégale et espacées irrégulièrement, traversent en concordance les rangées de prismes voisins. Le matériel des fourreaux de prismes calcitiques et aragonitiques de plusieurs espèces, examiné au microscope électronique après dissociation mécanique prolongée par les ultrasons, apparaît sous l'aspect de fibrilles, de 4 à 10 millimicrons de diamètre. Ces fibrilles sont associées à des amas opaques, correspondant probablement à un matériel protéique amorphe. Certaines de ces fibrilles se décomposent en filaments, qui semblent constitués de granules sphériques alignés en chaînettes. En coupe transversale (répliques de surfaces polies et corrodées) les fourreaux organiques se présentent comme des cordons aplatis ou bombés, sertissant les polygones minéraux.

Les prismes de Mytilus edulis sont de fines aiguilles calcitiques entourées d'un fourreau tubulaire très mince, composé de membranes granuleuses perforées de petits orifices arrondis et ressemblant aux dentelles de conchioline de nacre des Mytilidae (Grégoire, 1960, 1961a b ; Travis, François, Bonar et Glimcher, 1967).

La striation transversale visible sur les prismes calcaires (stries de croissance) correspond aux étapes successives du développement des prismes en hauteur et traduit le rythme discontinu de la sécrétion de conchioline, qui alterne avec le dépôt de matériel cristallin (Moynier de Villepoix, 1892 ; Biedermann, 1902a b, 1914 ; Römer, 1903 ; Bütschli, 1908 ; Rassbach, 1912 ; Schmidt,

* Université de Liège, Laboratoire de Biochimie, Institut Léon Frédéricq, 17, place Delcour - 4000 Liège.

1921a b, 1924, 1932a ; Watabe et Wada, 1956 ; Wada, 1961 ; voir aussi Ranson, 1966). Il s'ensuit que les prismes sont constitués de disques minéraux empilés. Lors d'une décalcification, cette architecture est mise en évidence par la formation d'échancrures annulaires qui scindent les prismes en segments lenticulaires composés chacun d'un nombre variable de disques superposés. D'après les observations au microscope électronique (Grégoire, 1961b, 1967, pl. 4, fig. 3) les stries seraient des épaississements transversaux annulaires internes des fourreaux, comme Rubbel (1911) et Rassabach (1912) l'avaient déjà suggéré. Ces épaississements sont formés de lambeaux de conchioline amarrés à la surface interne des fourreaux et disposés en bandes séparées les unes des autres par des surfaces lisses ou fibrillaires.

L'intérieur des prismes serait constitué d'une mosaïque de microcristallites entourés de matériel organique, sous l'aspect de lambeaux de membrane (conchioline de prisme intracristalline) (Tsujii, Sharp et Wilbur, 1958 ; Grégoire, 1961b ; Watabe, 1965 ; Meenakshi et coll., 1970). D'après Travis (1968), la matrice organique intraprismatique, étudiée sur coupes décalcifiées (Mytilus edulis), est une empreinte fidèle des microcristallites qu'elle enveloppe et dont elle modère la croissance (voir Grégoire, 1961b, fig. 36).

II - Trames organiques de la nacre.

1. Nacre actuelle.

On a comparé l'architecture de la nacre à celle d'un mur de briques, dans lequel les cristaux correspondent aux briques et la conchioline au mortier (Ehrenbaum, 1885) (fig. 1 et 2).

La nacre (Schmidt, 1923, 1924, 1928) matériel exclusivement aragonitique, est formée de lamelles minérales élémentaires (Schmidt, 1924) disposées parallèlement à la surface interne de la coquille et empilées les unes sur les autres, à raison de 450 à 5000 par millimètre d'épaisseur de nacre, suivant les espèces (Pfund, 1917 ; Neumann, recherches inédites, 1927 ; Schmidt, 1923-1928 ; Ahrberg, 1935 ; Wada, 1961 ; Watabe, 1963, 1965). Une lamelle élémentaire de nacre est constituée d'une assise unique de cristaux tabulaires d'aragonite. Les cristaux, disposés côte à côte, forment un dallage polygonal irrégulier. Comme dans un mur de briques, les limites des cristaux ne coïncident pas dans les lamelles successives ("Sheet nacre", Taylor et al., 1969), dans la nacre de plusieurs bivalves. Dans la nacre de plusieurs Gastéropodes (Wise et Hay, 1968, Wise, 1970, et dans celle de Nautilus (von Nathusius - Königsborn, 1877 ; Biedermann, 1902a ; W.J. Schmidt, 1923, 1924 ; Ahrberg, 1935 ; Grégoire, 1962 ; Erben, Flajs et Siehl, 1968 ; Mutvei, 1969, 1970 ; Wise, 1970 ; Erben, 1972) et dans la couche moyenne de la coquille des Nuculacea, Unionacea, Trigonacea et Pandoracea ("Lenticular nacre" ; Taylor, Kennedy et Hall, 1969), les cristaux sont empilés en colonnes comme des pièces de monnaie.

Dans la littératude classique (Tullberg, 1882 ; Ehrenbaum, 1885 ; Moynier de Villepoix, 1892 ; List, 1902 ; Römer, 1903 ; Rubbel, 1911 ; Rassbach, 1912 ; Jameson, 1912 ; W.J. Schmidt, 1923, 1924) les composants organiques de la nacre (conchioline de nacre) apparaissent au microscope conventionnel sous la forme de réseaux linéaires de feuillets interlamellaires anhistes (conchioline interlamellaire) réunis par des ponts transversaux (conchioline intercristalline). Ces observations topographiques ont été confirmées au microscope électronique (Grégoire, 1957) ; Wada, 1961 ; Towe et Hamilton, 1968b). D'après Erben (1972), aux stades précoces de croissance de la nacre, il n'existerait ni membranes interlamellaires, ni membranes intercristallines de conchioline. Chaque cristal serait enveloppé d'une mince couche de matière organique. Les membranes interlamellaires et intercristallines résulteraient de la fusion ultérieure de ces couches. La présence ou l'absence de conchioline intracristalline a fait l'objet de discussions au cours des dernières années (voir Wada et Sakai, 1963 ; Watabe, 1965 ; Towe et Hamilton, 1968a). On admet actuellement qu'une

telle matrice existe (voir disc. in Towe, 1972). D'après Mutvei (1970), cette conchioline intracristalline envelopperait les cristallites de petite dimension dont sont composés les grands cristaux tabulaires (sous-unités cristallines : Grégoire, 1966b ; Grégoire, Gisbourne et Hardy, 1969 ; lattes aragonitiques : Mutvei, 1970).

Après décalcification de la nacre, la conchioline interlamellaire se présente au microscope électronique sous la forme de mosaïques de champs polygonaux délimités par des cordons de conchioline intercristalline, qui révèlent la silhouette du dallage originel de cristaux d'aragonite (fig. 22) ("crystal imprints", Grégoire, 1959a b, 1962, 1966b, Grégoire et Teichert, 1965 ; "crystal scars", Mutvei, 1969). L'intérieur des champs polygonaux est occupé par un réseau, ressemblant à une dentelle, de trabécules cylindriques ou rubannées, délimitant des orifices allongés ou arrondis (Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1949, 1950, 1955 ; Grégoire, 1957, 1958b, 1960, 1962).

La texture des dentelles varie dans différents groupes taxonomiques de mollusques. On a reconnu trois types de textures en dentelles (nautiloïde, gastéropode, pélécypode ou bivalve), basés sur des différences dans les dimensions et la forme des trabécules, le diamètre, la fréquence de distribution et la surface relative des orifices dans la fenestration. D'après des mensurations de ces détails de structure, les différences enregistrées entre les trois types sont statistiquement significatives à l'échelle taxonomique de la classe. L'étude des dentelles de conchioline de nacre de trente espèces appartenant à neuf familles de bivalves (Mytilidae, Pinnidae, Trigoniidae, Margaritanidae, Unionidae, Aetheriidae, Anatinidae, Pteriidae, Mutelidae) a révélé des différences significatives à l'échelle de la famille entre les types de texture (Grégoire, 1960). La comparaison des figures 6, 7 et 8 suggère que de semblables différences pourraient aussi exister chez les Gastéropodes. Dans la coquille de Nautilus (2 espèces) (voir Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1955, pl. 2, 3, 4 ; Grégoire, 1957, pl. 251, 252 ; 1962, fig. 37 ; 1966b, fig. 1-4 ; 1968, fig. 1) les trabécules de conchioline de nacre murale sont robustes. Après ombrage métallique, ces travées apparaissent sous l'aspect de cordons irrégulièrement cylindriques, variqueux, parsemés de tubérosités arrondies et délimitant des orifices généralement allongés. Dans plusieurs familles de gastéropodes (Angariidae, Stomatiidae, Turbinidae, Umboniidae, Trochidae, Haliotidae) les travées sont souvent moins volumineuses, rubannées. Les orifices de la fenestration sont souvent arrondis et disposés régulièrement (fig. 6, 7, 8). Dans le type pélécypode (fig. 9, 10, 11, 12, 13 et 16), la texture est plus serrée que dans les deux autres types. Les travées sont plus grêles, les orifices, généralement petits, sont irrégulièrement distribués. Chez les Pteriidae et les Mutelidae, les trames de conchioline montrent une certaine ressemblance avec celles des gastéropodes étudiés. Toutefois, les mensurations indiquent des différences de texture significatives entre le dessin des dentelles de ces deux groupes et le type général de texture des dentelles de nacre des gastéropodes (détails in Grégoire, 1960).

Les résidus organiques de décalcification des perles aragonitiques sont beaucoup plus résistants à la désintégration mécanique que la conchioline de nacre normale. On y observe la même structure que celle de la conchioline de nacre normale de la même espèce (fig. 14) (Grégoire et coll., 1955). De très petits fragments de nacre recueillis dans des tombes de sites archéologiques (Tikal, Maya I : Grégoire, 1960) ont pu être identifiés à l'échelle de la famille à l'aide du type de structure ultramicroscopique de leur conchioline.

Les caractères de structure du type pélécypode de conchioline de nacre ont été confirmés par Tanaka, Hatano et Ganno (1963) (Pinctada) et par Travis, François, Bonar et Glimcher (1967) (Mytilus). D'autre part, d'après Mutvei (1969), les matrices de conchioline de nacre seraient dépourvues de fenestration : de minces membranes, détruites lors de la préparation du matériel, occuperaient les espaces intertrabéculaires. Les coupes ultrafines de dentelles de conchioline de nacre de Nautilus (Monty et Grégoire, 1966, recherches inédites, fig. 15), montrent de fines membranes au niveau de certains espaces intertrabéculaires, tandis qu'à d'autres endroits ces membranes sont absentes. Dans le premier cas, les orifices décrits seraient des amincissements de la trame dans la conchioline intacte, transformés en orifices par déchirure des ponts intertrabéculaires dans les prépara-

tions de conchioline sédimentée sur formvar.

Mutvei (1969) reconnaît seulement deux types de structure de la conchioline chez les mollusques : (1) un type nautiloïde - gastéropode, caractérisé par des variations considérables de la disposition des trabécules, non seulement dans les différentes parties de la couche de nacre, mais aussi à l'intérieur d'une même surface polygonale correspondant à celle d'un cristal tabulaire ; (2) un type pélécypode uniforme. Les divergences entre les observations de Mutvei (1969) et celles des auteurs précédents concernant les types de dentelles nautiloïdes et gastéropodes (deux types différents ou un type unique) sont en partie dues au fait que Mutvei a établi ses conclusions sur l'analyse de deux espèces de gastéropodes, tandis que les résultats des autres auteurs se basent sur l'examen de dix-sept espèces. Le type gastéropode de texture de conchioline de nacre illustré dans les figures 7, 8 et 9 ne se rencontre pas parmi les variations de texture observées dans la conchioline de nacre de Nautilus (voir Grégoire, 1962, fig. 37 ; 1966b, fig. 1 à 4 ; 1968, fig. 1). Le mode de préparation du matériel décalcifié (délamination à l'aide d'aiguilles, par exemple) provoque souvent l'étirement des dentelles, avec élongation des orifices originellement arrondis. Dans ces conditions, des dentelles de conchioline de nacre de Haliotis, par exemple, peuvent présenter le type nautiloïde caractéristique.

La région interne de la coquille de Néopilina galatheae Lemche est composée de nacre (W.J. Schmidt, 1959), dont la décalcification abandonne des pellicules rigides très résistantes. Au microscope électronique (Grégoire, 1962 (inédit) ; 1967b, pl. 1, fig. 7 et 8) (fig. 3), les trames interlamellaires se présentent sous la forme de mosaïques de membranes polygonales épaisses, perforées de quelques orifices. Ces membranes semblent constituées de réseaux fibrillaires denses enrobés dans un matériel granuleux ou nodulaire. Erben, Flajs et Siehl (1968) ont observé une structure semblable dans le même matériel étudié au microscope à balayage. Ainsi qu'on l'a déjà signalé (Grégoire, 1967), les membranes de conchioline de nacre de Neopilina ressemblent à celles de Pandora (bivalve, Anatinidae, Grégoire, 1960).

La nacre septale de Spirula diffère de celle des mollusques étudiés jusqu'ici (Grégoire, 1961c, 1967 ; Mutvei 1969, 1970). Contrairement aux membranes molles de conchioline de nacre, la substance organique des septa de spirula est un matériel élastique semi-rigide, qui conserve la forme en coupole du septum minéralisé originel. Ce matériel se clive en lamelles rigides de plus en plus minces. Ces lamelles se composent de plans superposés de fibres robustes parallèles, elles-mêmes agrégats de microfibrilles (diamètre : environ 40 Å) (Grégoire, 1967, pl. 2, fig. 1 et 2). Les plans contigus de fibres parallèles sont différemment orientés. D'après Mutvei (1970) le minéral associé à ces structures organiques appartiendrait à un second type de nacre caractérisé par l'absence dans les lamelles de cristaux aragonitiques tabulaires polygonaux. Dans la coquille de Spirula, les lamelles seraient constituées de petits bâtonnets aragonitiques orientés différemment dans les lamelles successives.

2. Nacres fossiles.

On a retrouvé les trois types de texture de conchioline de nacre avec leurs caractères distinctifs plus ou moins modifiés et dans leur localisation topographique originelle dans la nacre d'environ trois cents espèces de mollusques fossiles, comprenant plus de deux cents espèces de nautiloïdes et d'ammonoïdes (Grégoire, 1958c, 1959a b, 1966b, 1968 ; 1972a b ; Grandjean, Grégoire et Lutts, 1964 ; Grégoire et Teichert, 1965 ; Grégoire et Voss-Foucart, 1970 ; Voss-Foucart et Grégoire, 1971 ; Grégoire et Lorent, 1972). Ce matériel provenait de couches géologiques s'étendant de l'Holocène à l'Ordovicien. Les coquilles utilisées étaient encore pourvues de leur aragonite originelle ou avaient subi soit la transformation en calcite, soit la recristallisation en d'autres substances. Dans les coquilles recristallisées, la présence de traces de l'architecture originelle (murs de dalles ou colonnes de cristaux) parmi les mosaïques de gros cristaux polyédriques, indiquait un processus de recristallisa-

tion directe in situ, à l'état solide (fig. 20) (voir Bathurst, 1964), sans phase intermédiaire de dissolution de la couche nacrée originelle. A l'exception de quelques spécimens (Grandjean, Grégoire et Lutts, 1964 : certaines goniatites pyritisées de l'Eifel), les résidus organiques de nacres fossiles examinés jusqu'ici ont donné une réaction du biuret positive, ce qui implique la persistance de liaisons peptidiques. Des assemblages d'acides aminés indiquant la conservation partielle des protéines originelles de conchioline ont été trouvés chez des fossiles de diverses époques (Jones et Vallentyne, 1960 ; Degens et Love, 1965 ; Tong-Yun Ho, 1966), et notamment dans la nacre des nautiloïdes de l'Oligocène et de l'Eocène (Florkin, Grégoire, Bricteux - Grégoire et Schoffeniels, 1961) ou du Carbonifère (Hare, 1963, cité par Lowenstam, 1963) dans laquelle des matrices organiques de type nautiloïde reconnaissable avaient été décelées préalablement au microscope électronique (Grégoire, 1958c, 1959a).

Dans de nombreux échantillons de nacre de nautiloïdes et d'ammonites, encore aragonitique ou transformée en calcite, et provenant de périodes géologiques variées, la texture et la structure des résidus de conchioline de nacre diffèrent de celles de Nautilus actuel : on trouve des réseaux lâches (fig. 21) où les trabécules sont aplaties, contournées (fig. 24, 25), fusionnées en membranes continues ou perforées, traces de la fenestration originelle (fig. 27), ou elles sont fragmentées en corpuscules lenticulaires ou sphériques (fig. 26). Ces divers aspects coexistent souvent dans un même spécimen (comparer fig. 17 et 18 à fig. 16 ; fig. 19, 21, 23, 24, 25, 26, 27).

L'examen d'un matériel considérable de nacre fossile a permis de faire certaines constatations, résumées ci-dessous :

. Si l'on observe un certain degré de meilleure conservation de la conchioline de nacre dans des matériels provenant de périodes géologiques relativement récentes, telles que le Pliocène et l'Oligocène, on n'a pu établir dans la nacre de coquilles plus anciennes (Eocène - Ordovicien) de relation certaine entre le degré et la nature des altérations et l'âge géologique. Chez de nombreux spécimens de ces diverses périodes, on trouve les mêmes modifications de structure, comme si ces altérations s'étaient stabilisées et n'avaient plus évolué par la suite, quelle que soit la durée de l'enfouissement.

. Les modifications de la conchioline fossile paraissent indépendantes de la nature cristallographique des échantillons, aragonite originelle ou calcite secondaire (Grégoire et Lorent, 1972).

. Contrairement à plusieurs assertions de la littérature, la conversion de l'aragonite en calcite ne détruit pas la conchioline. L'altération de celle-ci est parfois plus accentuée dans certaines nacres aragonitiques de l'Eocène et du Crétacé que dans des échantillons recristallisés provenant du Dévonien ou du Jurassique.

. Les modifications des trames de conchioline de nacre des ammonites ressemblent souvent à celles des nautiloïdes fossiles (fig. 22). Dans les sédiments de Buckhorn asphalt, la conservation des dentelles de conchioline de nacre des nautiloïdes est remarquable (Grégoire, 1959b, fig. 2 et 3 ; 1966b, fig. 27). Les matrices de conchioline de nacre des rares ammonites contenues dans des mêmes sédiments sont distinctement moins bien conservées. Dans certaines de ces matrices, on a observé des particularités de structure et de texture différant de celles des nautiloïdes (voir détails in 1966b, p. 17 et 18, fig. 30 et 32). En l'absence d'un matériel moderne de comparaison, il n'est pas possible de conclure avec certitude à l'existence d'un ou de plusieurs types ammonoïdes de texture et de structure de conchioline de nacre, distincts du type nautiloïde.

3. Diagenèse expérimentale de la nacre de Céphalopode moderne.

Comme on l'a vu plus haut, le type de texture et de structure des restes de conchioline de nacre dans les coquilles fossiles est souvent méconnaissable. Au cours de l'identification de ce matériel à l'aide du microscope électronique, on devait éviter de confondre ces substances organiques avec d'autres restes organiques provenant d'épizoaires, de prédateurs ou de commensaux des céphalopodes étudiés. Dans les espèces éteintes, on pouvait aussi se trouver en présence de textures originelles différentes de l'unique type survivant actuel, ou bien, troisième éventualité, il s'agissait tout simplement de modifications, produites par la diagenèse, d'un type de dentelle nautiloïde identique au modèle actuel. Il convient de signaler immédiatement que la seconde éventualité - textures disparues - était peu probable à priori, du fait de la détection du type nautiloïde de conchioline de nacre identique au type actuel dans des nacres Paléozoïques (entre autres Pseudorthoceras knoxense Mc CHESNEY, Buckhorn asphalt, Pennsylvanien : Grégoire, 1959b, 1966b, et Isorthoceras sociale Flower, Ordovicien : Grégoire, 1966b).

Dans le but de contrôler ces trois hypothèses, on a exposé la nacre de Nautilus actuel à certains facteurs importants de la diagenèse, la chaleur (entre 100° et 900° C) et la pression (entre 2 et 60 000 kg /cm2), pendant des laps de temps s'étendant de quelques minutes à plusieurs mois (in Grégoire, 1964, 1966a b, 1968 ; Grégoire et Voss-Foucart, 1970 ; Voss-Foucart et Grégoire, 1972 ; Grégoire et Lorent, 1972).

Il a été possible de reproduire artificiellement dans du matériel actuel les altérations de structure de la matrice organique de nacre observées chez des fossiles des différentes époques du Paléozoïque et du Mésozoïque, notamment l'aplatissement des trabécules, leur coalescence en membranes continues ou perforées et la dislocation des trabécules en corpuscules.

Les résultats obtenus jusqu'ici montrent que les différences de structure et de texture entre conchioline de nacre de Nautilus moderne et les conchiolines de nacres fossiles sont bien de nature diagénétique. Dans ces conditions, la diagenèse, en produisant dans les nacres fossiles des altérations de la conchioline très semblables dans des spécimens de différents âges et appartenant à plusieurs groupes taxonomiques, masque la texture originelle de ces conchiolines. Il semble alors peu probable que cette texture puisse constituer - sauf dans certains cas de préservation exceptionnelle, par exemple dans les asphaltes (formation Buckhorn asphalt : Grégoire 1959b, 1966b) - un critère valable pour résoudre les problèmes de taxonomie et de phylogénie des mollusques fossiles.

Dans le matériel actuel pyrolysé, les modifications de la conchioline se développent dans des fragments de nacre encore aragonitiques jusque 300° C, puis ne se modifient guère si l'on chauffe le matériel à des températures supérieures, par exemple 400° C- 600° C, températures auxquelles la transformation en calcite est achevée. Ces résultats cadrent bien avec l'observation d'une stabilisation des altérations dans les nacres fossiles mentionnée ci-dessus. L'ensemble des résultats obtenus en pyrolysant de la nacre de Nautilus actuel indiquent que la conchioline de nacre est thermorésistante, tout au moins dans sa structure sinon dans sa composition chimique, bien que dans les échantillons chauffés dans le vide à 900° C pendant 5 heures, on trouve des réseaux de trabécules et des membranes présentant encore une réaction du biuret positive.

A la différence de nombreuses structures organiques fossiles, les trames de conchioline, protégées par les couches minérales qui alternent avec elles dans l'architecture de la nacre, échappent à plusieurs facteurs de la diagenèse, tels que l'autolyse enzymatique, l'hydrolyse, l'oxydation, la solubilisation dans l'eau, la décomposition microbiologique, le pH des sédiments environnants, facteurs actifs pendant les premières étapes de la diagenèse. D'autre part, la minceur de ces couches minérales ne constitue pas un obstacle à l'influence de toute augmentation de température. Le rôle de l'oxydation dans la diagenèse apparaît clairement si l'on compare la conchioline des échantillons chauffés à la même température à l'air libre (par exemple 600° C) (en nacelles) et en tu-

be scellé sous vide (Grégoire, 1968). Dans les premiers, la nacre se clive, devient poudreuse, les trabécules des dentelles de conchioline se désintègrent en corpuscules. Dans les seconds, la nacre reste relativement compacte, les trabécules, non dissociées, forment des réseaux lâches, où l'on peut encore discerner des traces du type nautiloïde.

4 . Ultrastructure de la conchioline de nacre.

L'organisation interne à l'échelle submicroscopique des trabécules de conchioline de nacre a été examinée en détails dans des articles antérieurs (loc. cit. 1967, 1972). Des observations accumulées depuis 1949, chez plusieurs gastéropodes, bivalves et chez Nautilus suggèrent la participation de fibrilles, mélangées à un matériel de nature différente, à la constitution des trabécules de conchioline de nacre actuelle (Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1955, pl. 8, 11, 12, 20 ; Grégoire, 1960, fig. 5, 7, 9, 13, 18 ; Watabe, 1965 ; Travis, François, Bonar et Glimcher, 1967) et fossiles (Grandjean, Grégoire et Lutts, 1964 ; Grégoire, 1966b, 1967, pl. 5, fig. 7, pl. 6, fig. 5 et 7).

Des extractions chimiques successives décomposent la conchioline de nacre en un produit final constitué de fibrilles de nature mucopolysaccharidique (voir article de Mme Voss-Foucart).

5 . Myostracum.

On sait depuis longtemps que l'architecture de la couche interne de la coquille sous-jacente aux muscles diffère de celle des régions voisines. Comme l'a montré W.J. Schmidt (1923, 1924) dans la nacre, cette couche est une forme modifiée de l'architecture en mur de briques. Du fait du développement considérable de leur axe C, les cristaux d'aragonite ne sont plus tabulaires mais apparaissent sous la forme de colonnettes ou de prismes. Dans cette région d'insertion des muscles, en forme de fer à cheval dans la coquille de Nautilus, on trouve chez les spécimens secs une substance organique en forme de disques membraneux, rigides, semi-transparents. Chez l'animal vivant, cette membrane est interposée entre l'épithélium palléal et la couche interne de la coquille décrite ci-dessus. La littérature concernant ces disques et leurs relations avec les fibres musculaires, les fibrilles de l'épithélium palléal spécialisé et les composants minéraux du myostracum ont été analysés ailleurs (Grégoire, 1962, p. 6 et 37). Ces disques sont constitués de plusieurs couches de fibrilles et diffèrent de la conchioline de nacre, comme l'avait déjà observé Waagen (1867-1870). D'autre part, la substance de ces disques est identifiée par plusieurs auteurs (Crick, 1898 ; Kessler, 1923 ; M. Schmidt, 1925 ; Lange, 1941 ; Mutvei, 1957) sous le terme de conchioline, sans indication concernant sa structure.

III - Constituants organiques du Calcitostracum.

La pseudonacre ou couche subnacrée (calcitostracum : W.J. Schmidt, 1924, 1932 : Bøggild, 1930) constitue la couche interne des valves de la coquille chez les Ostreidae, Pectinidae, Anomiidae et d'autres espèces marines pourvues de coquilles calcitiques. La texture de cette couche diffère de celle de la nacre avec laquelle on l'a souvent confondue : elle est formée de feuillets ou lamelles parallèles, disposées assez régulièrement dans les coquilles d'Ostrea edulis L., Anomia ephippium L. et Placuna (Placenta) orbicularis RETZIUS, et orientées dans toutes les directions dans les coquilles d'autres espèces. Les éléments minéraux constitutifs des feuillets sont des tablettes, réglettes, aiguilles cristallines de calcite, réunies en agrégats (Schmidt, 1932). Au microscope électronique (Watabe, Sharp et Wilbur, 1958 ; Tsujii, Sharp et Wilbur, 1958 ; Grégoire, 1958a ; Watabe et Wilbur, 1961) les cristaux de calcite apparaissent disposés côte à côte et forment des couches semi-

horizontales imbriquées comme les tuiles d'un toit. Les cristaux sont subdivisés en sous-unités cristallines parallèles (Crassostrea virginica : Watabe, 1965).

Le matériel organique du calcitostracum est moins abondant que celui de la nacre (Schmidt, 1924). Il représente 0,5 - 0,6 % en poids de cette couche (Ostrea edulis Korringa, 1952 ; Crassostrea virginica : Galtsoff, 1964).

Contrairement à celle de la nacre, la phase organique est discontinue dans l'architecture du calcitostracum (Schmidt, 1924 ; Amirthalingam, 1927 ; Orton et Amirthalingam, 1926-1927). D'après Watabe (1965), les matrices interlamellaires de conchioline, réparties régulièrement dans la nacre, sont absentes dans le calcitostracum.

Le résidu organique libéré en très petite quantité par la décalcification du calcitostracum est constitué de pellicules vitreuses, plus résistantes à la dissociation mécanique que la conchioline de nacre. Au microscope électronique (fig. 4 et 5), ces pellicules se présentent sous la forme de voiles et de membranes transparentes, amorphes ou granuleuses, dissociées par endroits en fibrilles (Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1955 ; Ostrea edulis L., Grégoire, 1958a : Ostrea tulipa LAMARCK, Anomia ephippium, Ostrea iridescens (margaritacea) LAMARCK, Placuna orbicularis, chambres crayeuses d'Ostrea edulis L.). Une fenestration moins caractéristique que celle décrite dans les dentelles serrées de conchioline de nacre du type pélécypode a été décelée dans certaines membranes, provenant des mêmes coquilles. Tous ces résidus du calcitostracum paraissent essentiellement constitués de fibrilles (diamètre moyen : 28 Å) enrobées dans une substance amorphe.

IV - Constituants organiques des structures homogène, grainée, complexe, lamellaire entrecroisée simple et complexe (porcelaine).

La littérature abondante concernant ces types d'agrégation cristalline a été passée en revue dans des articles antérieurs (loc. cit. 1967, 1972). Les constituants organiques de ces structures sont mal connus.

La structure lamellaire entrecroisée contient de faibles quantités de matériel organique (environ 2 % : Bøggild, 1930).

Dans la classification de Bøggild (1930) l'ancienne dénomination porcelaine correspond en partie aux types de structure grainée, lamellaire entrecroisée et complexe prismatique. Dans la coquille de Nautilus, la couche externe de la paroi (Appellöf, 1892-1893, Schmidt, 1924) le cal ombilical (Appellöf, 1892-1893) et certaines dispositions cristallines des substances d'aspect procelainé décrites sous le terme de "substances suturales" (Grégoire, 1962) sont formées de porcelaine. Ces substances sont interposées entre la paroi et les portions murales des septa. On en trouve aussi à l'angle adapical formé par la jonction de la paroi et de la portion libre des septa.

Dans la couche externe de la paroi de la coquille de Nautilus, la porcelaine correspond aux types de structure grainée et prismatique homogène et irrégulière (Schmidt, 1924 ; Grégoire, 1962). La disposition radiaire de certains cristaux (Grégoire, 1962, Mutvei, 1964) justifie la dénomination sphérulitique-prismatique donnée par Mutvei (1964) à cette partie de la coquille.

Dans la coquille de Nautilus, les résidus organiques de décalcification de la porcelaine, pellicules semi-rigides, sont rares et absents dans certains échantillons. Au microscope électronique (Grégoire, 1962) ces résidus se présentent sous la forme de voiles micro-fibrillaires, où les fibrilles (diamètre 4-6 millimicrons) paraissent composées de filaments plus fins (diamètre : 15-30 Å).

V - Constituants organiques du sépion (loc. cit., 1967, p. 667).

Dans la zone lamellaire ventrale du sépion (Sepia officinalis L.), matériel aragonitique (Kelly, 1901 , Bütschli, 1908), des lamelles parallèles ou septa sont séparées par des piliers organo-calcaires délimitant des cavités ou chambres. De minces membranes parallèles aux septa et disposées à angle droit par rapport aux piliers interseptaux sont amarrées dans ces chambres (Appellöf, 1892-1893 ; W.J. Schmidt, 1924 ; Denton, 1961 ; Denton et Gilpin-Brown, 1961, 1966). Les constituants organiques de ces structures contiennent de la chitine (Apellöf, 1892-1893 ; Rudall, 1955 ; Hackman, 1960 ; Stegemann, 1961b), en majeure partie (84 %) sous forme libre (Jeuniaux, 1963). La décalcification des septa et des piliers abandonne des résidus organiques sous la forme de membranes et de tubes coniques semi-rigides pourvus de stries de croissance, décrites par Appellöf (1892-93), par W.J. Schmidt (1924) et Grégoire (1967, pl. 5, fig. 1). Ce matériel est composé de réseaux volumineux de microfibrilles disposées en un feutrage serré, partiellement enrobées dans une substance nodulaire ou amorphe, détruite par la soude à la température de 100° C. Des réseaux fibrillaires caractérisent aussi la structure des résidus de décalcification du bouclier dorsal (Grégoire, 1967 ; Peters, 1972).

VI - Matériels organiques intervenant dans l'équilibration de Nautilus. (loc. cit. 1967, p. 668 et pl. V).

Ces matériels non calcifiés, riches en chitine, jouent un rôle dans l'équilibration des pressions interne et externe ainsi que dans les modifications de volume et de concentration des liquides et des gaz de ballast (voir Denton 1961 ; Denton et Gilpin-Brown, 1966).

1. Membranes péricamérales.

Des membranes brun sombre tapissent les surfaces des chambres de la coquille de Nautilus et revêtent également la surface externe du siphon dans son trajet intracaméral. Ces membranes sont particulièrement bien conservées sur les surfaces adapicales postérieures convexes des septa (Owen, 1832 ; Appellöf, 1892-1893 ; Grégoire, 1962 ; Mutvei, 1964). La chitine constitue environ 30 % du poids sec de ces membranes (Jeuniaux, 1963). Au microscope électronique (Grégoire, 1962), ces membranes apparaissent formées de réseaux denses de fibrilles, elles-mêmes agrégats de microfilaments (diamètre : 40-50 Å).

Des amas nodulaires de matériel amorphe, probablement de nature protéique, sont associés aux fibrilles, auxquelles ils paraissent servir de points d'amarrage radiaire, et les enrobent par endroits. L'hydroxyde de soude normale à chaud (100° C) détruit ce matériel nodulaire et laisse intacts les réseaux microfibrillaires, qui correspondent probablement à la chitine.

2. Siphon membraneux.

Dans la partie intracamérale du siphon de Nautilus, entre deux goulots septaux, le siphon est composé d'un tube organique brun acajou revêtu d'un manchon poreux constitué de spicules calcaires figés dans un matériel organique (Brooks 1888 ; Appellöf, 1892-93 ; Mutvei, 1964 ; Denton et Gilpin-Brown, 1966). Ce tube organique possède une structure feuilletée. Des membranes concentriques apparaissent au microscope électronique (Grégoire, 1967, pl. V, fig. 3, 4, 5) constituées de réseaux fibrillaires denses, assemblages de microfibrilles composées elles-mêmes de microfilaments, (diamètre : 40-80 Å sur préparations ombrées). Comme la membrane péricamérale décrite ci-dessus, ces réseaux de fibrilles sont enrobés dans un matériel amorphe ou nodulaire réduit ou éliminé complètement par la soude à chaud. D'après Mutvei (1964) ce tube brun est une couche de nacre non calcifiée; au niveau du goulot septal, on observe la transformation graduelle en fibrilles des réseaux de trabécules de conchioline de nacre (Mutvei, 1972 ; Grégoire, 1973).

VII - Conclusion. (loc. cit. 1967, p. 671).

Dans les substances organiques associées à l'architecture minérale des coquilles de mollusques étudiées jusqu'ici - fourreaux organiques des prismes, trabécules des dentelles de conchioline de nacre moderne et fossile, disques intermédiaires du myostracum de Nautilus, résidus d'extraction de la conchioline de nacre, conchioline de nacre septale de Spirula, voiles du calcitostracum, membranes brunes intracamérales et feuillets concentriques du siphon membraneux de Nautilus, fourreaux des piliers du sépion - s'observent des éléments fibrillaires, enrobés et masqués dans des substances amorphes ou nodulaires.

Suivant une interprétation formulée antérieurement (voir Grégoire, 1960, 1967), une structure microfibrillaire, composée de filaments de 20 à 40 Å de diamètre, pourrait constituer dans les coquilles de mollusques, la charpente fondamentale commune aux trames organiques non calcifiées ou associées aux deux types de cristallisation du carbonate de calcium. Ces microfibrilles seraient masquées et enrobées dans des substances organiques chimiquement différentes dans les divers types d'agrégation cristalline examinés dans cet article. Les différences taxonomiques supraspécifiques observées dans la texture des dentelles de conchioline de nacre et concernant la forme des trabécules, les dimensions ou la distribution des orifices de la fenestration ou des amincissements circulaires (membranes intertrabéculaires) pourraient être déterminées par des variations dans l'arrangement spatial des filaments glycoprotidiques de la charpente (nacroïne + nacrosclérotine : voir article de Madame Voss-Foucart) et des substances qui les enrobent (nacrine). La détermination précise de la topographie et de l'orientation des réseaux fibrillaires et des autres substances à l'intérieur des trabécules de nacre est l'étape préliminaire indispensable à la détection de zones préférentielles de nucléation de la phase minérale au niveau de groupes réactionnels organiques spécifiques, tels que par exemple des chaînes latérales d'acides aminés (voir Degens et Love, 1965 ; Hare, 1963).

° ° °

J'exprime mes vifs remerciements aux personnes qui ont bien voulu me faire don des matériels illustrés dans cet article : Prof. W. Adam, Dr. S.P. Dance, Dr. Mackenzie Gordon, Dr. Cl. Monty, Prof. H. Lemche, Prof. Raymond C. Moore, Prof. Norman D. Newell, Prof. O.H. Schindewolf, Prof. W.J. Schmidt, Prof. Curt Teichert, Dr L. Vande Poel, Dr. Fr. Westphal.

Je remercie les éditeurs du Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique et de Biological Reviews, qui m'ont autorisé à reproduire deux figures de travaux intérieurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHRBERG P., 1935. - Über den feineren Bau der Perlmutter von Schnecken und Cephalopoden. Arch. Molluskenk., 67, p. 1-20.

AMIRTHALINGAM C., 1927. - Structure of pearls. Nature, London, 119, p. 854-855.

APPELLÖF A., 1892-93. - Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachstum. Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 25, p. 1-106, 12 pl.

BATHURST R.G.C., 1964. - The replacement of aragonite by calcite in the molluscan shell wall. In Approaches to Paleoecology, Imbrie, Newell edit., New-York, p. 357-376, 8 pl..

BIEDERMANN W., 1902a. - Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jena Z. Naturw., 36, N.F., 29, p. 1-164.

BIEDERMANN W., 1902b. - Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Z. allg. Physiol., I, p. 154-208.

BIEDERMANN W., 1914. - Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. In H. Winterstein, Handbuch der vergleichenden Physiologie, Jena, Band III, I, Teil I, p. 319-1188.

BØGGILD O.B., 1930. - The shell structure of the mollusks. Kong. danske Vidensk. Selsk. Skr., Raekke 9, 2, 2, p. 233-326, 15 pl.

BROOKS H., 1888. - Preliminary remarks on the structure of the siphon and funnel of Nautilus pompilius. Proc. Boston Soc. nat. Hist., 23, p. 380-382, 2 fig.

BÜTSCHLI O., 1908. - Untersuchungen über organische Kalkgebilde nebst Bemerkungen über organische Kieselgebilde, insbesondere über das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Struktur, die chemische Zusammensetzung und Anderes. Abh. K. Ges. Wiss. Göttingen, Math. Physiol. Kl., 2, 6, 3, p. 1-175.

CRICK G.C., 1898. - On the muscular attachment of the Animal to its shell in some fossil cephalopoda (Ammonoidea). Trans. Linnean Soc. London, 2nd ser., 7, 1896-1900 ; Zoology, p. 71-113.

DEGENS E.T. et LOVE S., 1965. - Comparative studies on amino acids in shell structures of Gyraulus trochiformis STAHL, from the Tertiary of Steinheim, Germany. Nature London, 205, p. 876-878, 2 fig.

DENTON E.J., 1961. - The buoyancy of fish and Cephalopods. Progr. Biophys., 2, p. 179-236, 23 fig.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1961. - The buoyancy of the cuttlefish, Sepia officinalis (L.). J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, p. 319-42, 1 pl., 12 text-fig.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1966.- On the buoyancy of the pearly Nautilus. J. mar. biol. Ass. U.K., 46, p. 723-59, 2 pl., 11 text-fig.

EHRENBAUM E., 1885.- Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Z. wiss. Zool., 41, p. 1-47.

ERBEN H.K., 1972.- Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutt. Biomineralisation, vol. 4, p. 15-46, 6 pl., 7 text-fig.

ERBEN H.K., FLAJS G. und SIEHL A., 1968.- Über die Schalenstruktur von Monoplacophoren. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. - naturwiss. Kl., n° 1, p. 1-24, 17 pl.

FLORKIN M., GREGOIRE Ch., BRICTEUX-GREGOIRE S. et SCHOFFENIELS E., 1961.- Conchiolines de nacres fossiles. C.R. Acad. Sci., Paris, t. 252, p. 440-442, 1 pl.

GALTSOFF Paul S., 1964.- The American Oyster Crassostrea virginica Gmelin. Fishery Bull. of the Fish and Wildlife Service, vol. 64, p. 1-480, 399 fig.

GRANDJEAN J., GREGOIRE Ch. and LUTTS A., 1964.- On the mineral components and the remnants of organic structures in shell of fossil molluscs. Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci., sér. 5, 50, p. 562-595, 7 pl.

GREGOIRE Ch., 1957.- Topography of the organic components in mother-of-pearl. J. biophys. biochem. Cytol., 3, p. 797-808, 7 pl.

GREGOIRE Ch., 1958a.- Sur la structure, étudiée au microscope électronique, des constituants organiques du calcitostracum. Arch. int. Physiol. Biochim., 66, p. 658-661.

GREGOIRE Ch., 1958b.- Structure et topographie, étudiées au microscope électronique, des constituants organiques de la nacre chez 24 espèces (10 familles) de Gastéropodes et de Pélécypodes. Arch. int. Physiol. Biochim., 66, p. 667-671.

GREGOIRE Ch., 1958c.- Essai de détection au microscope électronique de dentelles organiques dans les nacres fossiles (ammonites, nautiloïdes, gastéropodes et pélécypodes). Arch. int. Physiol. Biochim., 66, p. 674-676.

GREGOIRE Ch., 1959a.- A study on the remains of organic components in fossil mother-of-pearl. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 35 (13), p. 1-14, 8 pl.

GREGOIRE Ch., 1959b.- Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda. Nature, London, 184, p. 1157-1158, 3 fig.

GREGOIRE Ch., 1960.- Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods. Part. I, Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 36, 23, p. 1-22, 6 pl.

GREGOIRE Ch., 1961a.- Structure of the conchiolin cases of the prisms in Mytilus edulis Linné. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 395-400, 10 fig.

GREGOIRE Ch., 1961b.- Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes des coquilles de mollusques. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 37, 3, p. 1-34, 10 pl.

GREGOIRE Ch., 1961c.- Sur la structure de la nacre septale des Spirulidae, étudiée au microscope électronique. Arch. int. Physiol. Biochim., 69, p. 374-377.

GREGOIRE Ch., 1962.- On submicroscopic structure of the Nautilus shell. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 38, 49, p. 1-71, 24 pl.

GREGOIRE Ch., 1964.- Thermal changes in the Nautilus shell. Nature, London 203, p. 868-9, 3 fig.

GREGOIRE Ch., 1966a.- Experimental diagenesis of the Nautilus shell. Advances in Organic Geochemistry. G.D. Hobson et G.C. Speers edits, Pergamon Press, p. 429-442, 12 fig.

GREGOIRE Ch., 1966b.- On organic remains in shells of Paleozoic and Mesozoic Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids). Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 42, p. 1-36, 54 fig.

GREGOIRE Ch., 1967.- Sur la structure des matrices organiques des coquilles de mollusques. Biol. Rev., 42, p. 653-688, 42 fig.

GREGOIRE Ch., 1968.- Experimental alteration of the Nautilus shell by factors involved in Diagenesis and Metamorphism. Part. I, Thermal changes in conchiolin matrix of mother-of-pearl. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 44, 25, 69 p., 26 pl.

GREGOIRE Ch., 1972a.- Structure of the molluscan shell . Chemical Zoology, M. Florkin et B.T. Scheer, edit., Acad. Press, New-York, vol. VII, p. 45-102, 24 fig.

GREGOIRE Ch., 1972b.- Experimental alteration of the Nautilus shell by factors involved in Diagenesis and in Metamorphism. Part. III. Thermal and hydrothermal changes in the organic and mineral components of the mural mother-of-pearl. Bull. Inst. roy. Sc. natur. Belg., 48, fasc. 6, p. 83, 42 pl.

GREGOIRE Ch., 1973.- On the submicroscopic structure of the organic components of the siphon in the Nautilus shell. Arch. Intern. Physiol. Bioch. (sous presse).

GREGOIRE Ch., DUCHATEAU Gh., et FLORKIN M., 1949.- Examen au microscope électronique de la pellicule prénacrée et de la nacre décalcifiée de l'anodonte. Arch. int. Physiol., 57, p. 121-124.

GREGOIRE Ch., DUCHATEAU Gh., et FLORKIN M., 1950.- Structure, étudiée au microscope électronique, des nacres décalcifiées de mollusques. Arch. int. Physiol., 58, p. 117-120.

GREGOIRE Ch., DUCHATEAU Gh., et FLORKIN M., 1955.- La trame protidique des nacres et des perles. Ann. Inst. Océanogr., 31, p. 1-36, 23 pl.

GREGOIRE Ch., and TEICHERT C., 1965.- Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of Pennsylvanian cephalopods, Oklahoma, Okla. Geol. Notes, 25, p. 175-201, 11 pl.

GREGOIRE Ch., GISBOURNE Chr., und HARDY A., 1969.- Über experimentelle Diagenese der Nautilusschale. Beitr. elektronenmikrosk. Direktabbild. der Oberflächen, 2, p.223-238, 13 fig.

GREGOIRE Ch., and VOSS-FOUCART M.F., 1970.- Proteins in shells of fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids) and experimental simulation of their alterations. Arch. internat. Physiol. Bioch., 78, p. 191-203, 16 pl.

GREGOIRE Ch. and LORENT R., 1972.- Alterations in conchiolin matrices of mother-of-pearl du-

ring conversion of aragonite into calcite under experimental conditions of pyrolysis and pressure. Biomineralisation Forschungsberichte, 5, 8 pl. (sous presse).

HACKMAN R.H., 1960. - Studies on chitin. IV. The occurrence of complexes in which chitin and protein are covalently linked. Aust. J. Biol. Sci., 13, p. 568-577.

JAMESON L.H., 1912. - Studies on pearl-oysters and pearls. I. The structure of the shell and pearls of the Ceylon-pearl-oyster (Margaritifera vulgaris Schumacher) : with an examination of the cestode theory of pearl-production. Proc. zool. Soc. Lond., p. 260-358.

JEUNIAUX Ch., 1963. - Chitine et chitinolyse. Masson édit., Paris, 181 p., 28 fig.

JONES J.D., and VALLENTYNE J.R., 1960. - Biochemistry of organic matter. I. Polypeptides and amino acids in fossils and sediments in relation to geothermometry. Geochim. Cosmochim. Acta, 21, p. 1-34.

KELLY A., 1901. - Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. Jenaische Z. Naturw., 35, p. 429-494.

KESSEL E., 1950. - Zum Strukturproblem der Molluskenschale. Zool. Anz., Ergsbd. zu Bd. 145, p. 373-379.

KESSLER P., 1923. - Beiträge zur Kenntnis der Organisation der fossilen Gehäuse-Cephalopoden. Neues Jhrb. Mineral., Cblatt, Jahrg. 1923, p. 689-702, "Konchinbänder", "Haftlinie", "Hohlkiel" und "Streifenbüschel" bei Ammoniten, Ibid., Cblatt, Jahrg. 1923, p.499 -5.

KORRINGA P., 1952. - Recent advances in oyster biology. Quart. Rev. Biol., vol. 27, 266-308, 339-361.

LANGE W., 1941. - Die Ammonitenfauna der Psilocerasstufe Norddeutschlands. Palaeontogr., 93, Abteilg. A., p. 1-192.

LIST Th., 1902. - Die Mytiliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, monogr. 27, Zool. Stat. zu Neapel, Berlin, 312 p.

LOWENSTAM H.A., 1963. - Biologic problems relating to the composition and diagenesis of sediments. In The Earth Sciences, Thomas W. Donnelly, ed., Rice University, Semicentennial Publ., U. Chicago Press, p. 137-195, 4 pl., 14 text-fig.

MEENAKSHI V.R., HARE P.E., WATABE N., WILBUR K.M., and MENZIES R.J., 1970.-Ultrastructure Histochemistry, and Amino Acid Composition of the Shell of Neopilina. Anton Bruun Report, Number 2, p. 2.3 à 2.12.

MONTY Cl. et GREGOIRE Ch., 1966. - Coupes ultrafines de conchioline de nacre interlamellaire. (inédit, 1966).

MOYNIER de VILLEPOIX R., 1892. - Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques. J. Anat. Physiol., Paris, p. 461-518, p. 582-674, 4 pl.

MUTVEI H., 1957. - On the relations of the principal muscles to the shell in Nautilus and some fossil nautiloids. Arkiv. Mineral. Geol., vol. 2, p. 219-254, 20 pl.

MUTVEI H., 1964. - On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non cephalopod molluscs. Arkiv. Zool., vol. 16, p. 221-278, 29 pl.

MUTVEI H., 1969. - On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs. Stockholm Contrib. in Geology, vol. XX, p. 1-17, 17 pl.

MUTVEI H., 1970. - Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. Biomineralisation Forschungsber., 2, p. 49-72, 11 pl., 5 fig. dans le texte.

MUTVEI H., 1972. - Ultrastructural studies on cephalopod shells. Part. I. The septa and siphonal tube in Nautilus. Bull. geol. Instit. Univ. Uppsala, New Ser., 3, p. 237-261.

NEUMANN P., 1927. - Über die optischen Erscheinungen der Perlmutter. Marburger Philos. Diss. (Inédit : cité d'après Schmidt, 1928).

ORTON J.H., and AMIRTHALINGAM C., 1926-27. - Notes on shell-depositions in oysters. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 14, p. 935-953.

OWEN R., 1832. - Memoir on the pearly Nautilus (Nautilus pompilius) with illustrations of its external form and internal structure, 68 p., London.

PETERS W., 1972. - Occurrence of Chitin in Mollusca. Comp. Bioch. Physiol., 41 B, p. 541-550, 6 fig.

PFUND A.H., 1917. - The colors of mother-of-pearl. J. Franklin Inst., 183, p. 453-464.

RANSON G., 1966. - Substratum organique et matrice organique des prismes de la couche prismatique de la coquille de certains Mollusques Lamellibranches. C.R. Acad. Sci. Paris, 262, p. 1280-1282.

RASSBACH R., 1912. - Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalen regeneration von Anodonta cellensis Schröt. Z. wiss. Zool., 103, p. 363-448.

RÖMER O., 1903. - Untersunchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. Z. wiss. Zool., 75, p. 437-472.

RUBBEL A., 1911. - Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera, nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. Zool. Jb. (Abt. Anat.), 32, p. 287-366.

RUDALL K.M., 1955. - The distribution of collagen and chitin. In "Fibrous proteins and their biological significance". Symp. Soc. exp. Biol., 9, p. 49-71.

SCHMIDT M., 1925. - Ammonitenstudien. Fortschr. Geol. Paleontol., 10, p. 272-363.

SCHMIDT W.J., 1921a. - Einige Ergebnisse einer Untersuchung über den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen. Biol. Zbl., 41, p. 135.

SCHMIDT W.J., 1921b. - Über den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen. Z. allg. Physiol., 19, p. 191-229.

SCHMIDT W.J., 1923. - Bau und Bildung der Perlmuttermasse. Zool. Jahrb. (Abt. Anat.), 45, p. 1-148.

SCHMIDT W.J., 1924.- Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte. Cohen édit., Bonn, 230 fig.

SCHMIDT W.J., 1928.- Perlmutter und Perlen. In "Die Rohstoffe des Tierreichs", Pax F. und Arndt W. édit. Berlin, Band II, p. 122-160.

SCHMIDT W.J., 1932a. - Studien über Pinnaperlen. I. Über Prismenperlen von Pinna nobilis. Z. Morph. Ökol. Tiere (Abt. A), 25, p. 235-277.

SCHMIDT W.J., 1932b.- Über Austernperlen. Jena. Z. Naturw., 67, (N.F. 60), p. 1-13.

SCHMIDT W.J., 1959.- Bemerkungen zur Schalenstruktur von Neopilina galatheae. Galathea Rep., 3, p. 73-77.

STEGEMANN H., 1961a.- Über die Skleroproteide der Mollusken. Naturwissenschaften, 48, p. 501-502.

TANAKA S., HATANO H., and GANNO S., 1963.- Some aspects of conchiolin in pearl and shell. Rep. Nippon Inst. Scient. Res. on Pearls, n° 74, 9 p.

TAYLOR J.D., KENNEDY W.J., and HALL A., 1969.- The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Bull. British Museum (Natural History), Zool., Suppl. 3, p. 1-125, 29 pl.

TOWE K.M., 1972.- Invertebrate shell structure and the organic matrix complex. Biomineralisation, 4, p. 1-14, 2 fig., 7 pl.

TOWE K.M., and HAMILTON G.H., 1968a.- Ultramicrotome - Induced Deformation Artifacts in Densely Calcified Material. J. Ultrastructure Res., 22, p. 274-281, 6 fig.

TOWE K.M., and HAMILTON G.H., 1968b.- Ultrastructure and inferred calcification of the mature and developing nacre in bivalve molluscs. Calc. Tissue Res., 1, p. 306-318, 16 fig.

TONG-YUN Ho., 1966.- Stratigraphic and paleoecologic applications of water-insoluble fraction of residual shell-proteins in fossil shells. Bull. Geol. Soc. Am., 77, p. 375-392, 4 fig.

TRAVIS D.F., 1968.- The structure and organization of, and the relationship between the inorganic crystals and the organic matrix of the prismatic region of Mytilus edulis. J. Ultrastructure Res., 23, p. 183-215, 26 fig.

TRAVIS D.F., FRANÇOIS C.J., BONAR L.C., and GLIMCHER M.J., 1967.- Comparative studies of the organic matrices of invertebrate mineralized tissues. J. Ultrastructure Res., 18, p. 519-550, 46 fig.

TSUJII T., SHARP D.G., and WILBUR K.M., 1958.- Studies on shell formation VII. The submicroscopic structure of the shell of the oyster Crassostrea virgina. J. biophys. biochem. Cytol., 4, p. 275-280, 4 pl.

TULLBERG T., 1882.- Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzerq und der Molluskenschalen, K. svenska Vetensk. Akad. Handl., 19, 3, p. 1-57.

VON NATHUSIUS-KÖNIGSBORN W., 1877.- Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, namentlich Crustacean-panzer, Molluskenschalen und Eihüllen. Berlin, 144 p. (Cité d'après Biedermann, 1902, 1914, et Schmidt, 1923).

VOSS-FOUCART M.F., and GREGOIRE Ch., 1971. - Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids). Bull. Inst. roy. Sc. natur. Belg., 47, fasc. 41, p. 1-43, 11 pl.

WAAGEN W., 1867-1870. - Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln beim Nautilus und den Ammoniten. Palaeontogr., 17, p. 185-210.

WADA K., 1957. - Electron-microscopic observations on the shell structure of pearl oyster (Pinctada martensii). III. On the laminary structures of shells. Bull. Nat. Pearl Res. Lab., 2, p. 86-93.

WADA K., 1961. - Crystal growth of molluscan shells. Bull. nat. Pearl Res. Lab., 7, p. 703-828.

WADA K., and SAKAI T., 1963. - Laminary structure of cultured pearls observed with electron microscope. II. Direct observations on the ultrathin sections of a nacreous layer pearl by using a diamond knife. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 29, p. 658-662.

WATABE N., 1963. - Decalcification of thin sections for electron microscope studies of crystal-matrix relationships in mollusc shells. J. Cell. Biol., 18, p. 701-703.

WATABE N., 1965. - Studies on shell formation. XI. Crystal-matrix relationships in the inner layers of mollusk shells. J. Ultrastr. Res., 12, p. 351-370, 16 fig.

WATABE N., and WADA K., 1956. - On the shell structures of Japanese pearl-oyster, Pinctada martensii (Dunker). I. Prismatic layer. Rep. Fac. Fisch. Prefect. Univ. Mie 2, p. 227 - 232, 2 pl., 7 text-fig.

WATABE N., SHARP D.G., and WILBUR K.M., 1958. - Studies on shell formation. VIII. Electron microscopy of crystal growth in the nacreous layer of the oyster Crassostrea virginica. J. biophys. biochem. Cytol., 4, p. 281-286, 5 pl.

WATABE N., and WILBUR K.M., 1961. - Studies on shell formation. IX. An electron microscope study of crystal layer formation in the oyster. J. biophys. biochem. Cytol., 9, p. 761-772, 18 fig.

WISE S.W., 1970. - Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in Pelecypods, Gastropods and Cephalopods. Eclogae Geol. Helvet., 63, p. 775-797, 10 pl. et 4 text-fig.

TABLE DES MATIERES



PLANCHE 1

Fig. 1 - Proptera (Metapora) fragilis RFG (Bivalve, Unionidae) (149)

Fracture transversale de la couche nacrée. Réplique positive directe (carbone-platine). Texture en mur de briques. A droite, en haut, deux membranes interlamellaires de conchioline faisant saillie en auvent, se détachent de la surface de la fracture. Epreuve négative (ombres noires). x 28 000.

Fig. 2 - Unio rectus LAMARCK (Bivalve, Unionidae) (295).

Fracture transversale de la couche nacrée. Réplique positive directe (carbone-platine). Les membranes interlamellaires sont visibles sous l'aspect de gravier en tapis sur les surfaces lamellaires. Epreuve négative. x 14 000.

Fig. 3 - Neopilina galatheae LEMCHE (568-4).

Matrice organique de nacre. Membrane épaisse parsemée de nodules hémisphériques, masquant une texture en réseau. Ombrage au platine. Epreuve positive (ombres blanches). x 42 000. (Biological Rev., 1967, vol. 42, fig. 7).

Fig. 4 - Ostrea edulis LINNE (Bivalve, Ostreidae) (451-1).

Matrice organique de calcitostracum extraite d'une tache crayeuse et visible sous la forme de voiles finement granuleux. Orifices rares ou oblitérés. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 42 000 (Grégoire, 1958a).

Fig. 5 - Placenta (Placuna) orbicularis RETZIUS (Bivalve, Anomiidae). (442-6-02).

Matrice organique de calcitostracum extraite du matériel fibro-vitreux interne des valves de la coquille. Fines membranes granuleuses. Ombrage au platine. Epreuve positive. x 42 000 (voir Grégoire 1958a et 1967e, fig. 7).

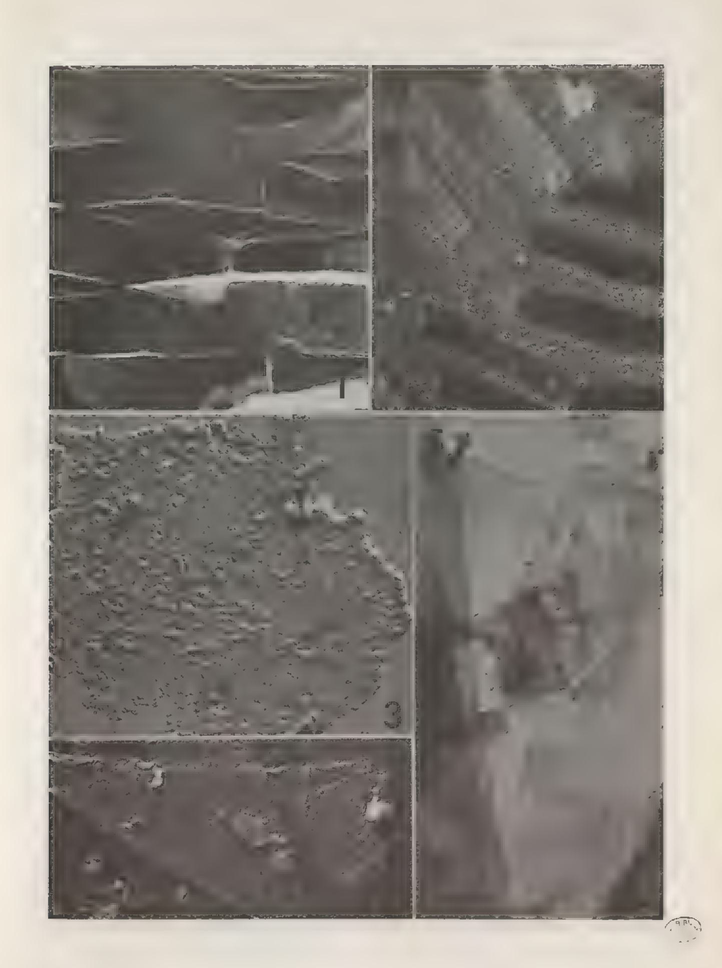

1
3

PLANCHE 2

Fig. 6 - Umbonium giganteum LESSON (Gastéropode, Umboniidae) (261-2-0)

Trame de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Gastéropode). Trabécules cylindriques, courtes. Orifices arrondis, régulièrement dispersés dans la trame. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 48 000.

Fig. 7 - Notohaliotis conicopora (Gastéropode, Haliotidae) (939-1150).

Cette trame de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée diffère dans sa texture des trames montrées dans les figures 6 et 8. Réseau de trabécules cylindriques aplaties. Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 8 - Angaria delphinus LINNE (laciniata Lamarck) (Gastéropode, Angariidae) (297).

Trame de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Gastéropode). Ombrage au palladium. Epreuve négative. x 42 000.

Fig. 9 - Grandidieria burtoni WOODWARD (Bivalve, Unionidae) (287).

Trame de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Pélécypode). Malgré un grossissement plus élevé que dans les figures 6, 7 et 8 les trabécules apparaissent distinctement plus grêles que celles des Gastéropodes. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 54 000.

Fig. 10 - Aspatharia (Spathopsis) wismanni von MARTENS (Bivalve, Mutelidae). (413).

Trame de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Pélécypode). Ombrage au platine. Epreuve négative. x 42 000.

Fig. 11 - Pandora trilineata SAY (Bivalve, Anatinidae) (381).

Conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Pélécypode). Réseau très dense de très fines trabécules, apparaissant sous la forme d'une membrane granuleuse. Pores rares ou oblitérés. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 50 000. (Bull. Inst. roy. Sc. natur. Belg., vol. 36 n° 23, 1960, fig. 21).


10
11

PLANCHE 3

Fig. 12 - Unio tumidus RETZIUS (Bivalve, Unionidae) Lac de Neuchâtel, Suisse (1038-1).

Dentelle de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Pélécypode). Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 13 - Unio tumidus RETZIUS (Bivalve, Unionidae). Belgaum, Inde (1033).

Dentelle de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée. (type Pélécypode). La trame, relâchée localement, montre les trabécules courtes. Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 14 - Hyriopsis schlegeli von MARTENS (Bivalve, Unionidae) (329).

Conchioline de perle de nacre décalcifiée. Ombrage au palladium. Epreuve négative. x 50 000.

Fig. 15 - Nautilus pompilius LINNE.

Coupe transversale de membrane interlamellaire de conchioline de nacre décalcifiée (Monty et Grégoire, inédit, 1966) (774-410), montrant des membranes minces intertrabéculaires (Mutvei, 1969). A ces endroits, les pores ou orifices observés dans les préparations de conchioline sédimentée sur forwar correspondent à des amincissements circulaires très fragiles du matériel organique. Les régions amincies apparaissent dans cette préparation fracturées à certains endroits. Les membranes paraissent absentes à d'autres endroits. Dans ce dernier cas, il existerait de véritables orifices dispersés dans les dentelles. Les trabécules, d'aspect rectangulaire en coupe transversale, paraissent constituées de réseaux de microfilaments associés à un matériel nodulaire. Coloration des coupes par l'acide phosphotungstique (1 %, pH 7). x 120 000.

Fig. 16 - Trigonia lamarckii REEVE (Bivalve, Trigoniidae) (294-8).

Dentelles de conchioline interlamellaire de nacre décalcifiée (type Pélécypode). Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 17 - Trigonia (Myophorella) booni, variété brasili CHAVAN (Bivalve, Trigoniidae).

Jurassique supérieur. Astartien, Cordebugle, Calvados (570-1). Résidus de décalcification de la couche nacrée. Aragonite (Grandjean et coll., 1964). Altération des structures organiques (réaction du biuret positive) sous la forme de fragmentation en corpuscules. La texture originelle (réseau de trabécules, orifices) est encore reconnaissable. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 42 000 (voir autres aspects de ces altérations in Grandjean et coll., 1964, pl. IV, fig. 7).

Fig. 18 - Trigonia papillata AGASSIZ (Bivalve, Trigoniidae) (490-2).

Jurassique, Kimeridgien. Le Havre. Résidu de décalcification de la nacre. Aragonite (Grandjean et coll., 1964). Conchioline de Pélécypode (réaction du biuret positive) altérée par la diagenèse. Trabécules fragmentées en éléments boursouflés. Coalescence partielle (voir autre préparation in Grandjean et coll., 1964, pl. IV, fig. 6). Ombrage au palladium. Epreuve négative. x 31 000.

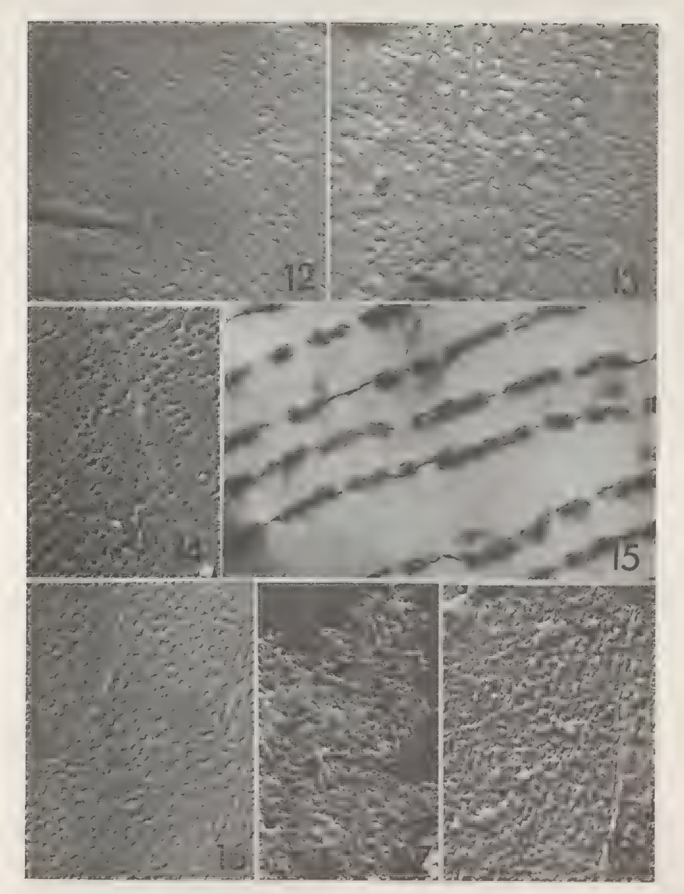


PLANCHE 4

Fig. 19 - Inoceramus sp., Crétacé, Sénonien, Ripley Formation, Coon Creek, Tennessee, U.S.A. (433-3).

Fragment de membrane de conchioline de nacre (Aragonite : Grandjean et coll., 1964) décalcifiée (pellicules semi-rigides : réaction du biuret positive), montrant des traces de la mosaïque de polygones, sertis par des membranes intercristallines (épaisses crêtes blanches). A l'intérieur des polygones, on retrouve les divers types d'altération diagénétique des trabécules décrits dans la conchioline de nacre des Céphalopodes (Grégoire, 1958, 1959ab, 1966ab, 1968, 1972) : relâchement du réseau, trabécules aplaties, coalescence en membranes, fragmentation en cailloutis) (voir autres aspects in Grandjean et coll., 1964, pl. VII, fig. 16 à 19). Ombrage au palladium. Epreuve négative. x 31 000.

Fig. 20 - Ammonites lineatus penicillatus, Jurassique. Württemberg (785).

Couche de nacre murale. (Aragonite et calcite). Fracture transversale. Réplique directe (carbone-platine). Région où la disposition originelle en colonnes des cristaux tabulaires subsiste, contigüe à des zones altérées, où les cristaux fusionnés (à droite) se transforment en blocs polyédriques caractéristiques de la transformation calcitique (Voir détails in Grégoire, 1972b ; Grégoire et Lorent, 1972). Epreuve positive. x 18 000.

Fig. 21 - Endolobus clorensis COLLINSON, Nautiloide orthoceroïde, Carbonifère, Arkansas, U.S.A. (969-71).

Résidus de décalcification de la couche nacrée (Navajoite). Conchioline (réaction du biuret positive : pellicules colorées en violet-lilas) altérée par la diagenèse : relâchement des réseaux de trabécules, aplaties contournées, fusionnées par coalescence fragmentées en tronçons ou en corpuscules sphériques. Des modifications identiques ont été reproduites expérimentalement dans la nacre de Nautilus moderne (voir Grégoire, 1964, 1968, 1972). Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 22 - Ammonite indéterminée. Pennsylvanien. Buckhorn asphalt, Sulphur Oklahoma. U.S.A. Nacre murale (aragonite et raie 3,03 Å de la calcite : Grandjean et coll., 1964), (1963-385-6).

Résidu de décalcification. Fragments superposés de matrices de conchioline interlamellaire (réaction du biuret positive) où les mosaïques de champs polygonaux sont remarquablement conservées. Les silhouettes des cristaux tabulaires d'aragonite dissous sont indiquées par des saillies formées par la conchioline intercristalline (minces cordons blancs). A l'intérieur des polygones, le réseau des trabécules est absent dans la région centrale. Une raréfaction et un amincissement des trabécules au centre des espaces polygonaux correspond à ces lacunes dans les matrices interlamellaires de Nautilus moderne ("transparent elevations areas" : Mutvei, 1964 ; observations inédites : Grégoire, 1949-1963). Ombrage au palladium. Epreuve négative. x 16 000.

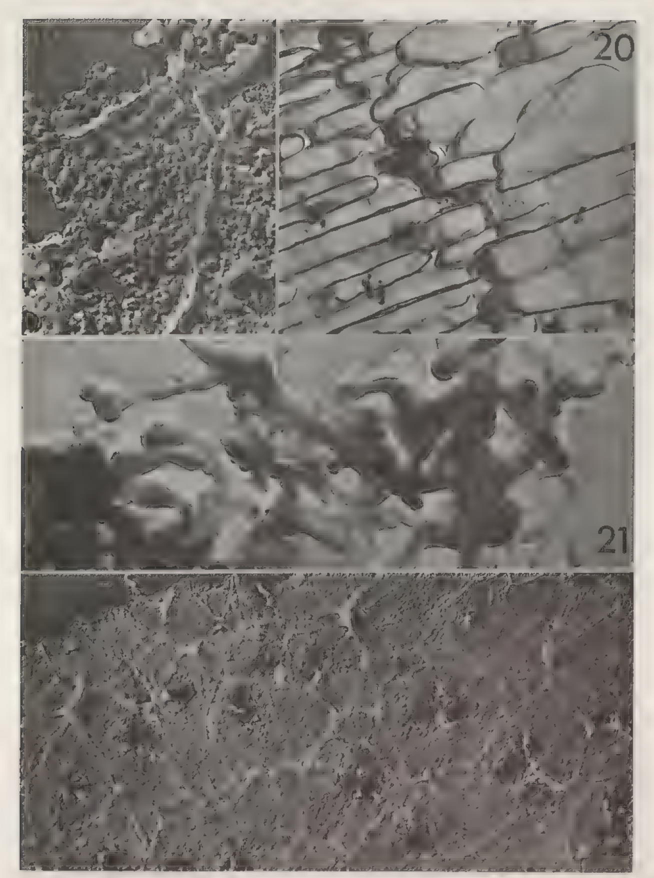

20
21

PLANCHE 5

Fig. 23 - Cyrtoceras nodosum GOLDFUSS, Nautiloide orthoceride, Dévonien moyen, Givetien, Eifel (681-18).

Couche de nacre de la paroi de la coquille (calcite : Grandjean et coll., 1964). Résidus de décalcification. Conchioline (réaction du biuret positive : pellicules violettes) altérée par la diagenèse : trabécules aplaties en rubans, fragmentées en corpuscules arrondis. Ombrage au platine. Epreuve positive. x 48 000.

Fig. 24 - Stepheoceras sp., Ammonite, Jurassique, Lias inférieur, Whitby, Angleterre (989).

Couche de la région nacrée originelle (calcite). Résidus de décalcification. Les débris de conchioline (réaction du biuret positive) altérée par la diagenèse, forment des réseaux lâches de trabécules aplaties et contournées. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 48 000.

Fig. 25 - Ophiceras commune Spath, Ammonite, Trias inférieur, Scythien, Groenland oriental (902-1).

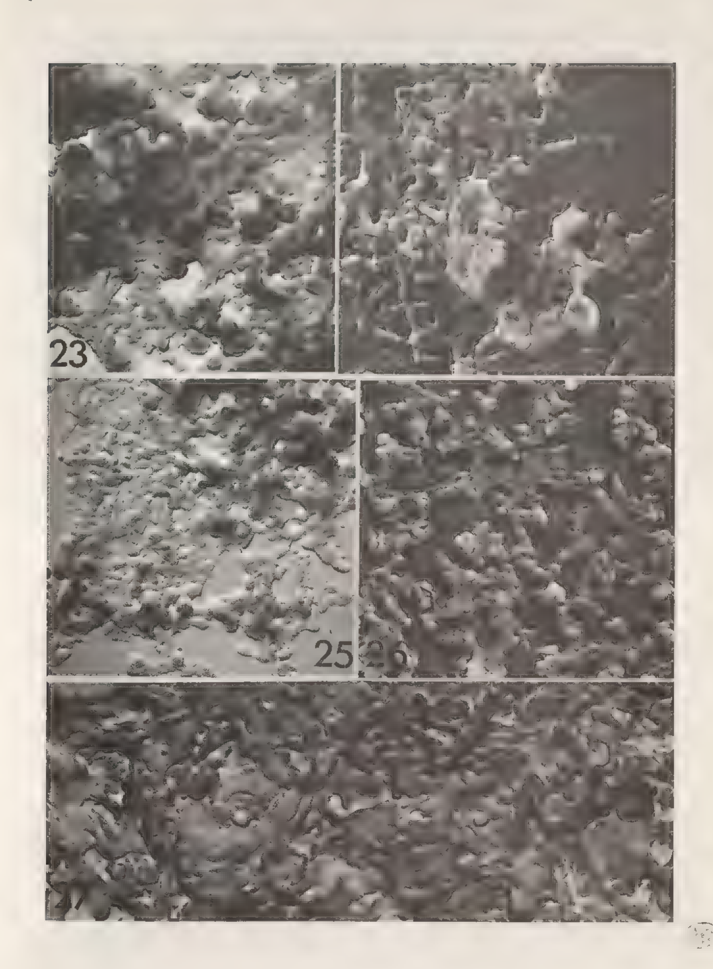
Couche de nacre murale (calcite et une raie d'aragonite). Résidus de décalcification. Conchioline (réaction du biuret positive) altérée par la diagenèse : débris de trabécules, fragmentées en corpuscules arrondis, fusionnées en membranes. Ombrage au platine. Epreuve positive. x 54 000.

Fig. 26 - Psiloceras planorbis (J. de C. SOWERBY), Ammonite, Jurassique, Lias inférieur, Hettangien, Somerset, Angleterre (988).

Réplique directe au carbone-platine de la couche nacrée (aragonite), polie en direction tangentielle, parallèlement aux lamelles de nacre, et corrodée par l'E.D.T.A.. Les débris de conchioline (réaction du biuret positive) apparaissent sous la forme de pseudorépliques, attachées dans leur position originelle aux répliques des facettes 001 des cristaux d'aragonite. Le réseau originel de conchioline, est disloqué et les trabécules sont fragmentées en corpuscules arrondis (voir aussi Voss-Fouvart et Grégoire, 1971, fig. 27). Epreuve négative. x 48 000.

Fig. 27 - Nautiloide (Aturia), Eocène, Wemmelien, Flandres (1022).

Couche de nacre murale (aragonite). Restes organiques de décalcification (réaction du biuret positive). Abondantes membranes et structures en rubans contournés et en disques, provenant de l'aplatissement, de la coalescence et de la fragmentation des trames originelles de conchioline. Ombrage au platine. Epreuve négative. x 48 000 (Voir Voss-Foucart et Grégoire, 1972, pl. 1B et 3B).


23
25
26
27



Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 81-88 (1972)

CONSTITUANTS ORGANIQUES DES COQUILLES DE MOLLUSQUES ACTUELS ET FOSSILES

par M.-F. VOSS-FOUCART*

Résumé :

L'étude de la composition chimique des matrices coquillières (nacre) de Céphalopodes fossiles a révélé :

a/ la persistance de structures protéiques chez tous les spécimens étudiés.

b/ l'existence de différences de composition considérables entre les protéines des Ammonoides et des Nautiloides fossiles et celles du Nautile actuel.

L'étude des effets sur les constituants organiques de coquilles actuelles de l'action accélérée de facteurs qui sont intervenus au cours de la fossilisation a mis par ailleurs en évidence :

a/ que les différences de composition entre protéines de Nautiloides fossiles et actuels ne sont pas le reflet de différences taxonomiques.

b/ que le facteur prépondérant responsable de la transformation des matrices coquillières au cours des âges semble être la température.

Abstract :

Chemical composition of shell structures (nacre) of modern and fossil cephalopods was investigated :

- protidic remnants persist in all the samples analysed.

- differences appear between protidic structures of fossil cephalopods and modern Nautilus.

Experimental action of diagenetic factors on the organic constituents of modern Nautilus was also studied. It appears that the differences noted between modern and fossil Nautiloids are not of a taxonomic origin and that temperature is the major factor of alteration of shell structures with age.

° °
°

---

* Université de Liège (Belgique), Institut Ed. Van Beneden, Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie Animales.

La recherche et l'étude des constituants organiques des fossiles postulent la connaissance approfondie de ces mêmes constituants chez les espèces vivantes : en effet, il est indispensable de disposer de données précises sur les matrices coquillières des Mollusques actuels avant d'établir des conclusions concernant les constituants qui ont persisté dans les coquilles de Mollusques fossiles. C'est pourquoi nous avons repris l'étude des constituants de la conchioline de nacre du Nautile actuel avant d'aborder l'étude de la conchioline des Nautiloïdes et des Ammonoïdes fossiles. Le Nautile, unique survivant des grandes lignées de Céphalopodes Tétrabranchiaux est effectivement le seul matériel disponible aujourd'hui qui permette d'entrevoir ce que devaient être par exemple les Ammonites vivantes, ces Ammonites dont l'extinction remonte à la fin du Secondaire.

Longtemps la nature complexe de la conhioline est restée insoupçonnée et aujourd'-hui encore certains auteurs négligent d'en tenir compte. La conchioline ne consiste pas en une simple scléroprotéine mais en une structure complexe dont la composition (Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1955, Hare et Abelson, 1964, 1965 ; Degens et Spencer, 1966 ; Wada, 1966 ; Degens, Spencer et Parker, 1967 ; Ghiselin, Degens, Spencer et Parker, 1967 ; Meenkshi et Scheer, 1970) et l'ultrastructure (Grégoire, 1958b ; Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1950, a, b, 1951, a, b, c, 1955 ; Grégoire, 1967) varient non seulement d'une classe et même d'une famille de Mollusques à l'autre, mais encore, au sein d'une même espèce, suivant la strate coquillière envisagée (Roche, Ranson et Eysseric-Lafon, 1951 ; Tanaka, Hatano et Itasaka, 1960, Tanaka, Hatano et Ganno, 1963 ; Grégoire, 1958 a, b, 1960, 1961, a, b, c, 1962, 1967 ; Hare, 1963 ; Meenakshi 1963 ; Akiyama, 1966 ; Bricteux-Grégoire, Florkin et Grégoire, 1968 ; Kawahara et Yoshiaki, 1968 ; Voss-Foucart, Laurent et Grégoire 1969, Saleuddin et Hare, 1970 ; Erben, 1971).

Grégoire, Duchâteau et Florkin, en 1955, ont été amenés à distinguer dans la conchioline de nacre trois composants : un composant protéique soluble dans le tampon de Trim (1941) ou nacrine soluble, un composant protéique insoluble dans le même tampon mais solubilisé par la soude à chaud, dénommé nacrine insoluble ou nacrosclérotine et un résidu insoluble ou nacroïne, dont la nature chitinoprotéique a été démontrée par Goffinet et Jeuniaux (1969).

Par la microscopie électronique, Grégoire a montré que, après extraction de la nacrine soluble, la structure en dentelle caractéristique de la conchioline de nacre se maintient tandis qu'après extraction par la soude à chaud la conchioline perd son aspect en dentelle. Il ne subsiste que des enchevêtrements de fibrilles. Analysant la composition en acides aminés de la nacroïne par méthode microbiologique, Grégoire et coll. (1955) ont observé que la glycine et l'alanine représentaient 84 % des acides aminés présents dans cette substance.

Toutefois bien que la composition de la nacroïne ait été précisée et que les pourcentages en acides aminés de la nacrine soluble et de la nacrosclérotine aient été déterminés, il n'existait pas d'argument permettant d'affirmer que chacune de ces fractions représentait une entité chimique et une seule. Nous avons donc cherché à préciser les données concernant les différents constituants de la conchioline, essentiellement afin de déterminer si, lors de la fossilisation, il y avait conservation préférentielle de l'un d'entre eux.

Les données que nous avons obtenues par diverses méthodes, telles que la solubilisation, la précipitation fractionnée, l'ultracentrifugation, l'électrophorèse, l'hydrolyse enzymatique et la séparation sur colonne de résine échangeuse d'ions nous permettent de confirmer la nature complexe de la conchioline. Celle-ci serait constituée d'une fraction soluble dans l'acide chlorhydrique servant à la décalcification des coquilles, d'une fraction soluble dans le tampon de Trim, la nacrine soluble, caractérisée par rapport à la conchioline globale persistant après décalcification des coquilles par une teneur nettement plus élevée en acide aspartique, thréonine et proline, par une teneur amoindrie en glycine et par un faible pourcentage en alamine, enfin d'un résidu glycoprotéique insoluble dans la plupart des solvants et très peu sensible à l'action des enzymes protéolytiques. Contrai-

rement à l'hypothèse émise à la suite des premiers travaux réalisés, ce dernier résidu ne peut être considéré comme formé de deux entités chimiques, la nacrosclérotine et la nacroïne, séparables par traitement à la soude (Voss-Foucart, 1968).

Disposant de ces données de base nous avons entrepris l'étude de Nautiloïdes miocènes, éocènes, crétacés, jurassiques, permiens, carbonifères et dévoniens et d'Ammonoides jurassiques et crétaciques, spécimens dans lesquels Grégoire avait décelé des restes structuraux présentant certains caractères des conchiolines (Grandjean, Grégoire et Lutts, 1964 ; Grégoire, 1959 a, b, 1966 ; Grégoire et Voss-Foucart, 1970, Voss-Foucart et Grégoire, 1971).

Dans la coquille de tous les spécimens étudiés, qu'il s'agisse de Nautiloïdes ou d'Ammonoïdes, quels que soient leur âge géologique et le gisement dont ils proviennent, nous avons pu mettre en évidence des protéines. Celles-ci se caractérisent par leur teneur élevée en glycocolle, sérine et acide glutamique, l'acide aspartique et l'alanine venant ensuite. Ces protéines, dosées en très faible quantité sont-elles réellement les restes des matrices initiales de conchioline ? La discussion détaillée de cette question sortirait du cadre de cette note. Signalons cependant que tous les échantillons analysés biochimiquement ont subi un contrôle au microscope électronique afin de déceler la présence éventuelle de parasites, d'épibiontes, de bactéries, etc. L'existence d'autres contaminants a également pu être réfutée.

Du point de vue de leur composition, les protéines des Ammonoïdes et des Nautiloïdes diffèrent considérablement de celles de la conchioline de nacre du Nautile actuel : les teneurs en acide glutamique, valine, leucine, lysine et histidine sont plus élevées chez les fossiles que chez le Nautile actuel, celles de la glycine et de l'alanine par contre beaucoup plus faibles.

Devant les différences morphologiques et chimiques entre les matrices de conchioline de nacre des Ammonoïdes et des Nautiloïdes fossiles, d'une part, et la matrice de conchioline du Nautile actuel, d'autre part, on pouvait envisager deux hypothèses, soit que la structure et la composition originelle de la conchioline de nacre chez les Ammonoïdes et Nautiloïdes fossiles différaient de celles de la conchioline de nacre du Nautile actuel, dernier survivant du groupe, soit que la différence de structure et de composition résulte de la transformation par le processus de la diagenèse d'une conchioline de nacre originellement semblable, ou au moins voisine de celle du Nautile actuel.

La mise en évidence, chez certains Nautiloïdes pennsylvaniens, de conchioline présentant l'ultrastructure caractéristique de la conchioline de nacre du Nautile actuel plaidait en faveur de la seconde hypothèse. La grande similitude de composition en acides aminés enregistrée pour les différents Ammonoïdes, qu'ils appartiennent au sous-ordre des Ammonitina ou à celui des Lytoceratina et surtout la grande similitude de composition entre les protéines coquillières des Ammonoïdes et des Nautiloïdes fossiles incite également à penser que les différences entre le Nautile actuel et les Nautiloïdes et Ammonoïdes fossiles ne sont pas le reflet de différences taxonomiques mais doivent dépendre de facteurs diagénétiques.

Cette conclusion n'exclut pas que certaines différences aient existé originellement, lorsque les organismes étaient vivants, mais ces différences sont probablement masquées par des changements plus importants dûs à la fossilisation.

Quand ces changements se seraient-ils déroulés ? Dans le cas des coquilles de Nautiloïdes, les proportions des acides aminés dans les protéines des spécimens tertiaires s'écartent légèrement de celles des spécimens secondaires et primaires. Cependant, à travers la série des échantillons allant de spécimens miocènes à des spécimens dévoniens, il n'existe pas de différences impor-

tantes dans les proportions des acides aminés protéiques. Il apparaît donc que, lors de la fossilisation, les protéines coquillières sont altérées relativement rapidement après l'enfouissement. Les altérations une fois établies, les constituants seraient en quelque sorte stabilisés. Cette conception, actuellement confirmée par les données d'auteurs qui ont étudié des coquilles de Lamellibranches du tertiaire et du secondaire (Mitterer, 1966, Hare et Mitterer 1968, Vallentyne 1969 , Matter, Davidson et Wyckoff, 1969 ; Akiyama, 1971), est également en parfait accord avec les données fournies par la microscopie électronique : pas plus que la biochimie, la microscopie électronique ne met en évidence une évolution dans les altérations de la conchioline en fonction de l'âge des fossiles entre le Miocène et le Dévonien.

Quels sont les facteurs prédominants dans la transformation des matrices coquillières ? D'une manière générale les premières phases de la fossilisation sont gouvernées par des phénomènes biochimiques et chimiques, ensuite les facteurs physiques exercent une action prépondérante. Les matrices coquillières, enfermées dans leur gangue minérale, sont protégées de l'action des microorganismes et aussi pour une grande part de l'ensemble des facteurs agissant au cours des premières phases de la fossilisation. Elles n'échappent pas cependant à l'influence des agents physiques, notamment aux effets de la température. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris l'étude des effets d'un séjour à température élevée, processus de pyrolyse, sur les constituants protéiques de la nacre du Nautile actuel. La microscopie électronique avait d'ailleurs démontré que la pyrolyse de la nacre du Nautile moderne reproduit les altérations morphologiques des conchiolines fossiles (Grégoire, 1964, 1968).

L'étude des nacres pyrolysées révèle qu'il subsiste des protéines dans ces nacres, tout comme dans les nacres fossiles. Il apparaît également que, sous l'effet de la pyrolyse, pour autant que la température dépasse 300° pendant 5 heures, la conchioline se transforme en un résidu stable, n'évoluant plus, même si la température est portée à 900°. La composition de ce résidu n'est guère affectée par les conditions de la pyrolyse et ne diffère pas sensiblement de celle des protéines décelées dans les coquilles de Nautiloïdes et d'Ammonoïdes fossiles. Le facteur prépondérant dans la transformation des matrices coquillières semble donc être la température.

L'altération des matrices coquillières, sous l'influence de la température, conduisant à l'obtention d'un résidu stable ne semble pas être le simple fait de la disparition des constituants les plus labiles que l'on peut isoler à partir de la conchioline actuelle : la composition des résidus protéiques persistant dans les coquilles de Nautiloïdes pyrolysées ou fossiles diffère nettement de celle des fractions de la conchioline du Nautile actuel qui subsistent après traitement par divers solvants, après hydrolyse ménagée ou après extraction plus drastique à la soude. La transformation profonde et relativement rapide de la conchioline, exclut malheureusement la possibilité d'une comparaison entre la composition en acides aminés de protéines d'organismes actuels et d'organismes éteints afin d'en tirer des arguments à l'appui d'hypothèses phylétiques. Elle exclut aussi l'utilisation de données concernant la composition des résidus protéiques d'organismes fossiles aux fins de datation de couches géologiques quelque peu anciennes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AKIYAMA M., 1966.- Conchiolin-constituent amino acids and shell structures of Bivalved shells. Proc. Jap. Acad., 42, p. 800.

1971.- The amino acid composition of fossil scallop shell proteins and non-proteins. Biomineralization Research Reports, Bd. 3, p. 65.

BRICTEUX-GREGOIRE S., FLORKIN M. et GREGOIRE Ch., 1968.- Prism conchiolin of modern or fossil molluscan shells. An example of protein paleization. Comp. Biochem. Physiol., 24, p. 567.

DEGENS E.T., et SPENCER D.W., 1966.- Data file on amino acid distribution in calcified and uncalcified tissues of shell-forming organisms. Tech. Rep. Woods Hole Oceanogr. Inst., 66, p. 27.

DEGENS E.T., SPENCER D.W. et PARKER R.H., 1967.- Paleobiochemistry of molluscan shell proteins. Comp. Biochem. Physiol., 20, p. 553.

ERBEN H.K., 1971.- Anorganische und organische Schalenkomponenten bei Cittarium pica (L.) (Archaeogastropoda). Biomineralization Research reports, Bd. 3, p. 51.

GHISELIN M.T., DEGENS E.T., SPENCER D.W. et PARKER R.H., 1967.- A phylogenetic survey of molluscan shell matrix proteins. Breviora, Museum of Comparative Zoology, 262, Cambridge Mass.

GOFFINET G. et JEUNIAUX Ch., 1969.- Composition chimique de la fraction "nacroïne" de la conchioline de nacre de Nautilus pompilius Lamarck. Comp. Biochem. Physiol., 29, p. 277.

GRANDJEAN J., GREGOIRE Ch. et LUTTS A., 1964.- On the mineral components and the remnants of organic structures in shelles of fossil Molluscs. Bull. Acad. r. Belg., Cl. Sci., sér. 5, 50, p. 562.

GREGOIRE Ch., 1958 a.- Sur la structure, étudiée au microscope électronique des constituants organiques du calcitostracum. Arch. int. Physiol. Bioch., 66, p. 658.

1958 b.- Structure et topographie, étudiées au microscope électronique, des constituants oragniques de la nacre chez 24 espèces (10 familles) de Gastéropodes et de Pélécypodes. Arch. int. Physiol. Bioch., 66, p. 667.

1959.- A study on the remains of organic components in fossil mother-of-pearl. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 35, p. 1.

1959 b.- Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda. Nature, 184, p. 1157.

1960.- Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods, Part. I. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 36, 23, p. 1.

1961 a.- Structure of the conchiolin cases of the prisms in Mytilus edulis Linné. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 395.

GREGOIRE Ch., 1961 b. - Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes des coquilles de Mollusques. Bull. Inst. r. sci. nat. Belg., 37, 3, p. 1.

1961 c. - Sur la structure de la nacre septale des Spirulidae, étudiée au microscope électronique. Arch. int. Physiol. Bioch. 69, p. 374.

1962. - On submicroscopic structure of the Nautilus shell. Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 38, 49, p. 1.

1964. - Thermal changes in the Nautilus shell. Nature, 203, p. 868.

1966. - On organic remains in shells of Paleozoic and Mesozoic Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids). Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., 42, 39, p. 1.

1967. - Sur la structure des matrices organiques des coquilles de Mollusques. Biol. Reviews, 42, p. 653.

GREGOIRE Ch., DUCHATEAU G. et FLORKIN M., 1950a. - Structure, étudiée au microscope électronique, des nacres décalcifiées de Mollusques. Arch. int. Physiol. Bioch., 58, p. 117.

1950 b. - Etude au microscope électronique des constituants organiques de la nacre de Mollusques. Congrès International de Microscopie Electronique, Paris, Sept. 1950.

1951 a. - Trames organiques de nacres de Gastéropodes étudiées au microscope électronique. Arch. int. Physiol., 58, p. 483.

1951 b. - Trames organiques des nacres d'Haliotis et Astrea (Gastéropode) étudiées au microscope électronique. Arch. Int. Physiol., 59, p. 237.

1951 c. - Constituants organiques de la nacre des Pélécypodes (Lamellibranches), démonstration de micrographies électroniques. J. Physiol., 43, p. 889.

1955. - La trame protidique des nacres et des perles. Ann. Inst. Océanogr., 31, p. 1.

GREGOIRE Ch. et VOSS-FOUCART M.F., 1970. - Proteins in shells of fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids) and experimental simulation of their alterations. Arch. int. Physiol. Bioch., 78, p. 191.

HARE P.E., 1963. - Amino acids in the proteins from aragonite and calcite in the shells of Mytilus californianus. Science, N.Y., 139, p. 216.

HARE P.E. et ABELSON P.H., 1964 a. - Proteins in mollusk shells. Carnegie Inst. Wash. Yearbook, 63, p. 267.

HARE P.E. et ABELSON P.H., 1964 b. - Comparative biochemistry of the Amico Acids in Molluscan Shell Structures (Abstract). Geol. Soc. Amer. Spec. Paper, 82, p. 84.

rement à l'hypothèse émise à la suite des premiers travaux réalisés, ce dernier résidu ne peut être considéré comme formé de deux entités chimiques, la nacrosclérotine et la nacroïne, séparables par traitement à la soude (Voss-Foucart, 1968).

Disposant de ces données de base nous avons entrepris l'étude de Nautiloïdes miocènes, éocènes, crétacés, jurassiques, permiens, carbonifères et dévoniens et d'Ammonoides jurassiques et crétaciques, spécimens dans lesquels Grégoire avait décelé des restes structuraux présentant certains caractères des conchiolines (Grandjean, Grégoire et Lutts, 1964 ; Grégoire, 1959 a, b, 1966 ; Grégoire et Voss-Foucart, 1970, Voss-Foucart et Grégoire, 1971).

Dans la coquille de tous les spécimens étudiés, qu'il s'agisse de Nautiloïdes ou d'Ammonoïdes, quels que soient leur âge géologique et le gisement dont ils proviennent, nous avons pu mettre en évidence des protéines. Celles-ci se caractérisent par leur teneur élevée en glycocolle, sérine et acide glutamique, l'acide aspartique et l'alanine venant ensuite. Ces protéines, dosées en très faible quantité sont-elles réellement les restes des matrices initiales de conchioline ? La discussion détaillée de cette question sortirait du cadre de cette note. Signalons cependant que tous les échantillons analysés biochimiquement ont subi un contrôle au microscope électronique afin de déceler la présence éventuelle de parasites, d'épibiontes, de bactéries, etc. L'existence d'autres contaminants a également pu être réfutée.

Du point de vue de leur composition, les protéines des Ammonoïdes et des Nautiloïdes diffèrent considérablement de celles de la conchioline de nacre du Nautile actuel : les teneurs en acide glutamique, valine, leucine, lysine et histidine sont plus élevées chez les fossiles que chez le Nautile actuel, celles de la glycine et de l'alanine par contre beaucoup plus faibles.

Devant les différences morphologiques et chimiques entre les matrices de conchioline de nacre des Ammonoïdes et des Nautiloïdes fossiles, d'une part, et la matrice de conchioline du Nautile actuel, d'autre part, on pouvait envisager deux hypothèses, soit que la structure et la composition originelle de la conchioline de nacre chez les Ammonoïdes et Nautiloïdes fossiles différaient de celles de la conchioline de nacre du Nautile actuel, dernier survivant du groupe, soit que la différence de structure et de composition résulte de la transformation par le processus de la diagenèse d'une conchioline de nacre originellement semblable, ou au moins voisine de celle du Nautile actuel.

La mise en évidence, chez certains Nautiloïdes pennsylvaniens, de conchioline présentant l'ultrastructure caractéristique de la conchioline de nacre du Nautile actuel plaidait en faveur de la seconde hypothèse. La grande similitude de composition en acides aminés enregistrée pour les différents Ammonoïdes, qu'ils appartiennent au sous-ordre des Ammonitina ou à celui des Lytoceratina et surtout la grande similitude de composition entre les protéines coquillières des Ammonoïdes et des Nautiloïdes fossiles incite également à penser que les différences entre le Nautile actuel et les Nautiloïdes et Ammonoïdes fossiles ne sont pas le reflet de différences taxonomiques mais doivent dépendre de facteurs diagénétiques.

Cette conclusion n'exclut pas que certaines différences aient existé originellement, lorsque les organismes étaient vivants, mais ces différences sont probablement masquées par des changements plus importants dûs à la fossilisation.

Quand ces changements se seraient-ils déroulés ? Dans le cas des coquilles de Nautiloïdes, les proportions des acides aminés dans les protéines des spécimens tertiaires s'écartent légèrement de celles des spécimens secondaires et primaires. Cependant, à travers la série des échantillons allant de spécimens miocènes à des spécimens dévoniens, il n'existe pas de différences impor-

tantes dans les proportions des acides aminés protéiques. Il apparaît donc que, lors de la fossilisation, les protéines coquillières sont altérées relativement rapidement après l'enfouissement. Les altérations une fois établies, les constituants seraient en quelque sorte stabilisés. Cette conception, actuellement confirmée par les données d'auteurs qui ont étudié des coquilles de Lamellibranches du tertiaire et du secondaire (Mitterer, 1966, Hare et Mitterer 1968, Vallentyne 1969 ; Matter, Davidson et Wyckoff, 1969 ; Akiyama, 1971), est également en parfait accord avec les données fournies par la microscopie électronique : pas plus que la biochimie, la microscopie électronique ne met en évidence une évolution dans les altérations de la conchioline en fonction de l'âge des fossiles entre le Miocène et le Dévonien.

Quels sont les facteurs prédominants dans la transformation des matrices coquillières ? D'une manière générale les premières phases de la fossilisation sont gouvernées par des phénomènes biochimiques et chimiques, ensuite les facteurs physiques exercent une action prépondérante. Les matrices coquillières, enfermées dans leur gangue minérale, sont protégées de l'action des microorganismes et aussi pour une grande part de l'ensemble des facteurs agissant au cours des premières phases de la fossilisation. Elles n'échappent pas cependant à l'influence des agents physiques, notamment aux effets de la température. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris l'étude des effets d'un séjour à température élevée, processus de pyrolyse, sur les constituants protéiques de la nacre du Nautile actuel. La microscopie électronique avait d'ailleurs démontré que la pyrolyse de la nacre du Nautile moderne reproduit les altérations morphologiques des conchiolines fossiles (Grégoire, 1964, 1968).

L'étude des nacres pyrolysées révèle qu'il subsiste des protéines dans ces nacres, tout comme dans les nacres fossiles. Il apparaît également que, sous l'effet de la pyrolyse, pour autant que la température dépasse 300° pendant 5 heures, la conchioline se transforme en un résidu stable, n'évoluant plus, même si la température est portée à 900°. La composition de ce résidu n'est guère affectée par les conditions de la pyrolyse et ne diffère pas sensiblement de celle des protéines décelées dans les coquilles de Nautiloïdes et d'Ammonoïdes fossiles. Le facteur prépondérant dans la transformation des matrices coquillières semble donc être la température.

L'altération des matrices coquillières, sous l'influence de la température, conduisant à l'obtention d'un résidu stable ne semble pas être le simple fait de la disparition des constituants les plus labiles que l'on peut isoler à partir de la conchioline actuelle : la composition des résidus protéiques persistant dans les coquilles de Nautiloïdes pyrolysées ou fossiles diffère nettement de celle des fractions de la conchioline du Nautile actuel qui subsistent après traitement par divers solvants, après hydrolyse ménagée ou après extraction plus drastique à la soude. La transformation profonde et relativement rapide de la conchioline, exclut malheureusement la possibilité d'une comparaison entre la composition en acides aminés de protéines d'organismes actuels et d'organismes éteints afin d'en tirer des arguments à l'appui d'hypothèses phylétiques. Elle exclut aussi l'utilisation de données concernant la composition des résidus protéiques d'organismes fossiles aux fins de datation de couches géologiques quelque peu anciennes.

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 89-119 (1972)

LA TEXTURE DU TEST DES MOLLUSQUES

FOSSILES ET ACTUELS

par G. TERMIER *
et H. TERMIER **

Préambule

La texture de la coquille des Mollusques est un fait histologique. Son rôle est important par son comportement mécanique. Tous les auteurs qui l'ont étudiée en détail lui ont trouvé une valeur taxinomique intéressante. Elle enregistre très fidèlement les rythmes universels et l'intrusion des destins individuels : la procréation et les accidents. Par cela elle permet de reconstituer l'histoire d'un Mollusque et dans une certaine mesure l'environnement où il a passé sa vie.

Définition générale

Avant tout, la coquille est un exosquelette. Les Mollusques partagent ce caractère avec d'autres invertébrés, en particulier les Brachiopodes. Sécrétée par une enveloppe épithéliale externe dans une position cuticulaire, elle constitue une protection pouvant se renforcer de piliers. Elle donne des différenciations aux points d'insertion de la musculature et aux articulations des valves : c'est ce que l'on peut appeler un kinésisquelette (Termier et Termier, 1966), tout à fait comparable à celui des Brachiopodes et même des polypiers multivalves (Calcéoles). Elle peut aussi réagir à l'environnement quand elle est traversée par des capteurs sensoriels : l'exemple le plus fameux est fourni par les esthètes des Chitons, mais certaines épines de la coquille ont aussi un rôle tactile.

Les matériaux utilisés sont un substrat organique servant de moule ou de modèle, conchyoline scléroprotéique, et des carbonates, normalement des carbonates de calcium sous deux formes stables, l'aragonite et la calcite, et une forme instable et très rare, la vatérite, qui n'interviendrait qu'au début de la concrétion et dans certains régénérats. Des phosphates sont connus dans certaines prodissoconques (Pteria) et des fossiles du Cambrien inférieur (Fordilla). Selon Stolkowski (1950), l'anhydrase carbonique a une influence très importante sur le déterminisme des formes minéralogiques du carbonate de calcium dans les coquilles de Mollusques. La calcite se forme en l'absence de l'anhydrase inhibée par l'eau de mer quand le manteau y est baigné. Cette enzyme est au contraite activée dans le liquide extrapalléal.

---

* Maître de recherche au C.N.R.S., Laboratoire de Géologie Structurale, PARIS VI.
** Professeur honoraire à la Sorbonne, Laboratoire de Géologie structurale, PARIS VI.

La répartition de la calcite et de l'aragonite dans les coquilles de Mollusques varie souvent d'une façon individuelle, en tous cas toujours à l'échelle spécifique. Il semble que l'aragonite ne se trouve dans les Coelentérés qu'à partir du Trias (Scléractinies), et dans les Bryozoaires seulement à partir du Crétacé.

Chez les Mollusques, il n'existe pas de coquilles entièrement aragonitiques ; il y a toujours un peu de calcite parmi les carbonates. Quelques coquilles sont presque entièrement calcitiques. Cependant on peut dire que les modèles moyens de Bivalves et de Gastéropodes, lesquels sont surtout aragonitiques, sont d'apparition relativement récente.

En conclusion la teneur en magnésium s'avère plus forte dans les coquilles calcitiques et la teneur en strontium, plus élevée dans les coquilles aragonitiques.

I - Croissance de la coquille.

La coquille des Mollusques est sécrétée par lamelles selon deux zones. On peut distinguer en effet une zone externe de la coquille qui est composée de lamelles imbriquées se recouvrant légèrement l'une l'autre, tangentiellement à la surface. Cette zone est la coquille extérieure, sécrétée lamelle par lamelle en bordure de l'ouverture même de la coquille, en relation directe avec l'environnement. Sa croissance vectorielle doit être opposée à celle de la zone interne de la coquille qui correspond à l'épaississement progressif et plus ou moins stratifié de celle-ci et continue dans les parties que le corps vivant délaisse, en constituant parfois un remplissage plein ou des cloisons. Cette zone est la coquille intérieure. Chacune de ces zones est ornée. Mais ce que nous appelons ornementation a souvent une cause physiologique : la coquille intérieure se moule sur le corps qu'elle enferme en formant des canaux solides soutenant les siphons ou laissant s'appuyer la nuque ; la coquille extérieure porte des côtes marquant souvent des arrêts de croissance, et parfois des tubulures, lesquelles, au pourtour de l'ouverture ou de la commissure, laissent passer les capteurs sensoriels de la bordure palléale.

1 . Sensibilité.

On ne peut restreindre aux esthètes des Chitons la présence des capteurs dans la coquille des Mollusques. Etudiant le rôle sensoriel des épines dans la coquille de certains Brachiopodes fossiles, Rudwick (1965) a été amené à établir une comparaison avec de jeunes huîtres actuelles des mangroves du Queensland, Crassostrea echinata (Quoy et Gaimard) : une série d'épines périphériques ouvertes se dressent perpendiculairement au bord de la valve droite, enfermant des expansions quasi tubulaires du manteau au bord duquel se trouvent des terminaisons très sensibles (Yonge, 1957). Des séries semblables prennent le relais au cours de la croissance, fournissant à l'animal des informations.

Des tubules très fins ont été observés à l'intérieur d'un certain nombre de coquilles, en particulier des Arcidés et des Spondylidés (Omori, Kobayashi et Shibata, 1962 , Omori et Kobayashi, 1964). Chez les Monoplacophores, des tubules semblables ont été décrits (chez Tryblidium et dans la couche nacrée de Neopilina). De telles perforations suggèrent une comparaison avec les capteurs sensoriels de la cuticule des Annélides.

2 . Cycles et rythmes.

Ces notions sont devenues d'actualité pour la plupart des invertébrés marins. On sait qu'elles reflètent des sécrétions journalières, des périodicités relatives aux lunaisons, aux saisons et aux époques de maturité sexuelle, si bien que la disposition des arrêts de croissance a été utilisée surtout chez les Coraux, pour le comptage des jours et des mois des époques anciennes.

Chez les Mollusques, ce sont les Bivalves qui ont servi à l'étude des rythmes de croissance. Chez les actuels Mercenaria mercenaria (Linné), et Tridacna squamosa (Luik), Pannella et Mac Clintock (1968) ont montré l'existence de cycles de 14 jours d'accroissement journaliers, ou bi-journaliers liés aux marées, alternativement épais et minces, plus minces aux marées de morte-eau, plus épaisses pour celles du printemps, et de minces couches d'hiver. Ces phénomènes s'atténuent chez les formes vivant au-dessous de la zone tidale. Chez Tridacna squamosa, chaque marée de morte-eau donne une zone sombre et claire, chaque marée de printemps en donne deux, séparées par un arrêt plus prononcé que les arrêts journaliers.

L'influence de l'environnement sur la croissance de la coquille peut être établie, en particulier sur des formes dont l'habitat est très éclectique. Ainsi Cerastoderma edule (Farrow 1971, 1972) : la coquille devient plus grande dans les sables bien calibrés et y offre des arrêts de croissance plus nombreux que dans la vase. Il y a un effet certain de la densité de la population : la période d'accroissement est plus courte au sein de populations denses. Par rapport à la marée, les coquilles du haut de la plage ont des microsties plus ondulées mais leur taille n'est affectée que pendant la première année. Au plus haut niveau de morte-eau elles sont réduites d'un tiers par de plus longs arrêts hivernaux. En effet, la température moyenne agit surtout à moyen terme. Les variations de croissance ne suivant pas exactement la même courbe ; mais les gelées peuvent causer des arrêts d'une quinzaine de jours pendant le premier hiver. C'est alors la texture lamellaire croisée qui l'emporte et les lamelles constituent, lors de l'arrêt de croissance, une sorte de collerette soulevée et soulignée par une lame sombre de périostracum. Ces études sur le vivant peuvent être transposées sur des fossiles et permettre de reconstituer la paléoécologie de la zone tidale.

La salinité doit influer également sur la proportion des couches et la texture dans le même genre. Il serait intéressant de faire une telle étude dans les mers fermées, par exemple en Caspienne.

Chez les Gastéropodes, à la croissance logarithmique d'une coquille conique qui va en s'évasant s'ajoute un axe d'enroulement spiral et même généralement hélicoïdal. Ce style d'enroulement est incontestablement lié à la croissance embryonnaire, à telle enseigne que certains groupes ont une protoconque dont l'enroulement est totalement différent de celui de l'adulte (Pyramidellidés). Drach (1953) envisage deux types fondamentaux de croissance :

- la croissance continue, comportant un accroissement simultané de la coquille en surface et en épaisseur et comportant des phénomènes cycliques se manifestant dans l'ornementation par des crêtes, tubercules, orifices, espacés régulièrement, ou seulement par les lamelles d'accroissement ;

- la croissance discontinue, comportant l'alternance de périodes d'accroissement de surface et de périodes d'épaississement (cas des Muricidés). Le caractère cyclique y est beaucoup plus apparent. Des crêtes, voire des varices, peuvent apparaître à l'extérieur du test et marquer la fin d'une période d'accroissement en longueur ; aussi bien des dents internes peuvent avoir la même signification.

Des types complexes peuvent montrer l'emboîtement de cycles différents.

Enfin, chez certains Cérithes et dans les coquilles ailées (Strombidés, etc.), la croissance atteint son terme lorsque le labre se développe en un large pavillon qui finit par rejoindre les premiers tours de la spire. On assiste alors souvent à un débordement du corps de l'animal, en particulier du manteau qui sécrète des couches internes lamelleuses de plus en plus épaisses (G. Delpey, 1940).

L'étude des accroissements de la coquille et leur utilisation comme enregistrements des cycles trouve un matériel de choix dans les coquilles pourvues d'une couche externe prismatique et de composition calcitique (stable). Le matériel habituellement utilisé pour cette étude est composé par des Bivalves hétérodontes vivant en bancs, ce qui permet d'employer des méthodes statistiques (Cerastoderma, Scrobicularia, Mercenaria) dont les prismes sont déposés avec leur axe subparallèle à la surface des lamelles d'accroissement. Tridacna, de même texture et à test très épais, est étudié également.

Les Mytilidés, bien que dysodontes, ont une texture comparable (Le Gall, 1970).

Parmi les Gastéropodes, les Patellidés ont une texture semblable et pourraient être également utilisés.

3 . Géochronométrie.

Les rythmes universels à savoir le rythme circadien ou nycthéméral, le rythme sélénien ou lunaire et le rythme des saisons, influent sur la croissance de la coquille, c'est-à-dire sur la largeur, l'épaisseur et la couleur des lamelles d'accroissement de tous les invertébrés marins. Des rythmes spécifiques interfèrent avec les précédents : il s'agit essentiellement des rythmes sexuels, en particulier de la ponte qui s'accompagne d'un brusque arrêt de croissance. Enfin des accidents peuvent troubler la régularité de ces rythmes, par exemple les grandes tempêtes d'équinoxe. Dans cette optique, la croissance est plus régulière en épaisseur et en allongement, et ses arrêts sont moins visibles, dans les eaux profondes.

La géochronométrie, fondée sur ces rythmes, a montré que le nombre des jours annuels s'est modifié au cours des temps géologiques, c'est-à-dire que la Terre tourne de plus en plus lentement. Des précisions sur ce sujet ont été fournies par les lignes de croissance de l'épithèque des coraux dévoniens : l'année comptait alors 400 jours. Des mesures sur les coraux également, mais aussi sur des Bivalves, ont été effectuées pour le Pennsylvanien et aboutissent à plus de 30 jours (30,07 ± 0,008) par mois lunaire, 29,96 ± 0,13 au Crétacé, 29,82 (± 0,10) à l'Eocène, 29,38 (± 0,48) au Miocène, 29,13 (± 0,10) dans l'époque récente (Pannella et Mac Clintock, 1968). Cependant il y a tant de facteurs qui interviennent dans la croissance des coquilles, et les fossiles se prêtent si rarement à ce genre d'études que l'on doit attendre de plus convaincantes données pour confirmer cette utilisation possible.

III - Structure de la coquille.

Les éléments de toutes les coquilles de mollusques sont des fibres lamellaires de carbonate. Ces fibres sont normalement entrecroisées dans la coquille extérieure et parallèles dans la coquille intérieure. En surface, la coquille extérieure offre parfois une structure prismatique des fibres. La nacre, qui compose la zone intérieure d'un grand nombre de coquilles, est constituée par un réseau de plaquettes d'aragonite reliées entre elles par de la conchyoline. Le périostracum, à l'extérieur de la coquille extérieure, est normalement composé uniquement de conchyoline.

Dans certaines familles, le périostracum semble manquer ou être inclus dans la coquille (Muricidés étudiés par M. Petitjean).

La classification des couches coquillières principales donnée par M. Petitjean reconnaît les éléments suivants : le periostracum, externe, composé par de la conchyoline, donc de matière organique, mais pouvant manquer (Muricidés) ; le cortex, correspondant à la couche externe de la

coquille minéralisée, calcitique : l'ostracum, correspondant à la partie sous-jacente au cortex. Chez les Gastéropodes, cette dernière partie est formée d'aragonite, mais chez les Bivalves elle peut être calcitique (calcitostracum de W. J. Schmidt). La nacre peut lui être rattachée ou être considérée à part. Elle ne se rencontre que dans quelques groupes (certains Bivalves Protobranches et Ptériacés , Archéogastéropodes, Nautilidés Monoplacophores).

Le périostracum n'est pas conservé à l'état fossile. On notera que deux couches fondamentales, et non trois comme on l'a souvent dit (externe, moyenne et interne, composent la coquille calcaire : le cortex et l'ostracum.

1 . Caractères du cortex.

Cette couche externe correspond souvent à une couche prismatique, composés d'éléments perpendiculaires ou subparallèles à la surface, fibres en forme de prisme. L'isolement du cortex prismatique est aisé chez les Ptériacés et les Mytilacés. La présence de prismes ou de groupes de prismes isolés provenant d'Inocérames est un caractère courant de certains calcaires du Crétacé. Dans ces cas, le cortex est parfaitement délimité et se décolle facilement de l'ostracum sous-jacent. Il est aussi indépendant du périostracum sus-jacent.

Mais on rencontre des cas beaucoup plus complexes. Dans les autres Bivalves, à commencer par la plupart des Pectinidés, il y a continuité entre la couche moyenne fibreuse et la couche externe, à savoir que les fibres se redressent vers la surface externe qui les recoupe perpendiculairement. Comme l'a fait remarquer Jackson (1890), chez les Pectinidés actuels, une vraie couche prismatique n'existe que dans la valve droite de la coquille jeune ; et Newell (1937) a montré que cette ségrégation s'étend à la valve droite de l'adulte chez les Aviculopectinidés du Paléozoïque. La question se pose donc de savoir si le redressement des fibres leur donne le droit d'être considérées comme corticales et ainsi séparées d'un calcitostracum, ou s'il ne faudrait pas réserver le terme de cortex aux seuls vrais prismes des Ptériacés nacrés et conclure qu'il n'y a plus de cortex chez les autres Bivalves pourvus d'un calcitrostracum.

Chez les Gastéropodes, la cortex calcitique paraît limité à certains groupes, en particulier les Patelloïdes. On notera que chez les Muricidés, où il est relativement fréquent, sa présence est concomitante à l'absence de périostracum. Il est formé de cristallites irréguliers, s'éteignant individuellement en lumière polarisée. M. Petitjean a noté (p. 34) "que la zone de jonction entre le cortex et l'ostracum présente une ligne sombre plus ou moins épaisse, mais toujours très nette". Il présume qu'il pourrait s'agir d'une accumulation de conchyoline, peut-être comparable à un périostracum, mais située à l'intérieur même du test. Cela expliquerait le dépôt ultérieur de l'ostracum aragonitique.

2 . Caractères du Calcitostracum.

Par commodité, il semble opportun de conserver le terme de calcitostracum pour l'ostracum calcitique des Bivalves et de quelques rares Gastéropodes appartenant essentiellement à la superfamille des Patelloidea. Comme le remarque Mac Clintock, les structures foliée et foliée entrecroisée, typiquement calcitiques, sont répandues chez certains Bivalves à tous les degrés d'évolution (par exemple la couche interne des Ostréidés, de texture foliée ; l'essentiel de l'ostracum de Monotis, de texture foliée entrecroisée), mais restreintes aux Patelloïdes parmi les Gastéropodes actuels.

III - Divers types de textures.

La substance minérale utilisée pour la sécrétion de la coquille est constituée par les ions calcium empruntés à l'eau ambiante, soit déposés directement dans la coquille, soit emmagasinés dans des cellules à calcium situées dans le tissu conjonctif du manteau et du sac viscéral.

Toutes les parties de la coquille contiennent une matrice organique, protéine fibreuse du groupe kératine, myosine, épidermine fibrine (Grégoire, 1959, 1967) et que l'on appelle vulgairement conchyoline. Cette substance est extrêmement résistante même à la chaleur. Le périostracum en est composé en totalité ; dans la coquille minéralisée, sa teneur varie entre 0,1 et 5 %. La couche prismatique contient un moule (des fourreaux) de conchyoline dans lequel se forment les prismes. Les prismes des Ostréidés, des Ptériacés et d'Anodonta sont composés par de petites lamelles superposées : pour Ranson (1962, 1963, 1969), chaque lamelle aurait elle-même un support organique. Cette disposition est nette chez les Ostréidés, mais chez les autres Bivalves il pourrait n'y avoir qu'un empilement de disques minéraux. Cependant l'importance des fourreaux organiques dans la morphogenèse du moindre cristallite de la coquille confirme l'importance de cette matrice, en particulier dans les nacres.

Nous allons passer en revue les divers types de textures, lesquelles ont presque toutes été définies par Bøggild (1930).

1 . Les textures prismatiques.

Ces textures paraissent être les seules présentes aux points où la coquille est en contact direct avec les cellules palléales ou musculaires. Mais il s'agit d'un comportement superficiel de minéraux différents sous des formes très diverses.

La texture prismatique simple, qui seule mérite ce nom, le plus souvent calcitique, est formée de cristaux columnaires à section polygonale, entourés chacun d'un film de conchyoline (contenant jusqu'à 4,8 % de protéine chez Pinctada maxima). Leurs dimensions vont jusqu'à 200 μ de long et 9 à 80 μ de large. Les éléments de cette texture sont soit perpendiculaires soit parallèles à la surface. Ils contiennent la couche externe. Le dépôt des couches prismatiques se rapproche d'une structure sphérolitique. Cette texture a été étudiée en détail par Beverlander et Nakahara (1970-1971).

La texture prismatique composite est formée de petits cristaux en aiguilles de 10 μ de long sur 2 μ de large, rayonnant à partir d'un axe central couché parallèlement à la surface. C'est également une texture de couche externe. Chez Patella vulgata, la couche prismatique de calcite est composée de prismes très allongés dont les axes sont parallèles à la surface de la coquille et perpendiculaires aux lignes de croissance. Leurs orientations cristallographiques alternent en une sorte de "mâcle" polysynthétique (Sabatier, 1953), les axes optiques étant symétriques par rapport à un plan perpendiculaire à l'axe des prismes. Les projections des deux axes optiques de prismes voisins sur le plan de la coquille font un angle voisin de 100°. La rangée (111) est commune aux deux éléments de la mâcle et normale à la surface de la coquille, et dans chaque élément de la mâcle, une face du rhomboèdre inverse C^1 (110) passe par cette rangée (110). Ces faces sont parallèles entre elles et à l'axe des prismes.

La "mâcle" de la coquille des Patelles est liée à un phénomène vivant, ce qui explique une variabilité inhabituelle dans le monde minéral. Cette variabilité peut être attribuée à ce que chaque cristal est, en fait, composé de cristallites. Pour Sabatier, il y a quasi-continuité de l'orientation du réseau cristallin, et la quasi-continuité du réseau lui-même est la condition des mâcles proprement dites.

Dans la mâcle C^1 de la calcite, les éléments ont en commun (111) ainsi que (001).

Le myostracum, toujours aragonitique, possède une structure irrégulièrement prismatique qui peut finalement constituer une lame à l'intérieur des couches entrecroisées de la coquille. Il est très net chez les Patelloïdes où il se forme au niveau de l'insertion du muscle rétracteur du pied et du muscle antérieur de fixation du manteau, ainsi que chez les Pecten nageurs où il se forme au niveau du muscle adducteur. Le caractère le plus normal du myostracum est d'être "prismatique", c'est-à-dire formé d'éléments perpendiculaires à la surface, parfois tout à fait concrétionné en sphérolites (cf. Patella vulgata). Comme les muscles se déplacent au fur et à mesure de la croissance, le myostracum peut être abandonné et couper alors les surfaces de croissance comme toutes les autres couches de la coquille.

2 . Textures lamellaires et foliées.

La texture lamellaire croisée (ou entrecroisée) est toujours aragonitique. Elle est composée d'aiguilles de 5 μ de large sur plus de 20 μ de long, disposées selon des lamelles de taille variable, l'orientation d'une lamelle étant opposée à celle de sa voisine.

La texture lamellaire croisée (ou entrecroisée) complexe, également aragonitique, est assez semblable à la précédente, mais elle consiste en l'intercroissance de blocs de cristallites selon quatre orientations principales ou plus, certaines pouvant même être radiales.

La texture foliée (ou feuilletée) est toujours calcitique. Les unités cristallines sont des cristallites en poutrelles de 2 à 4 μ de large sur 0,2 à 0,5 μ d'épaisseur et 20 μ au moins de long, disposés au contact en lames irrégulières orientées de même façon vers le bord de la coquille et subparallèles à la face interne. La croissance de la texture foliée est d'un type comparable aux dendrites minérales. La texture foliée complexe compte quatre ordres de lamelles.

3 . Les textures nacrées.

Ces textures, issues du liquide extrapalléal, constituent des couches moyennes et internes.

La texture homogène consiste en de petits cristallites informes, granulaires, d'aragonite atteignant 5 μ de diamètre et dont l'orientation cristallographique est constante. Même chez les Bivalves, elle est semblable à la nacre des Gastéropodes.

a. Vraies nacres (aragonitiques). - La texture nacrée est composée de cristallites en tablettes d'aragonite de 2 à 10 mμ de diamètre sur une épaisseur de 30 à 40 mμ , disposées en lamelles assemblées soit comme les briques d'un mur soit en colonnes (nacre lenticulaire). Elles constituent une mosaïque de cristaux combinant une croissance en spirale à une épitaxie sur les lames de conchyoline. L'axe c (parallèle à la bissectrice aiguë) est toujours sensiblement normal à la surface de la coquille. L'orientation des deux autres axes distingue minéralogiquement trois types de nacres (R. Swamy, 1935-1936).

A ces éléments minéralisés se superposent de minces membranes de conchyoline interlamellaires qui les séparent verticalement et horizontalement en composant un réseau de trabécules plus épais (30 à 40 mμ de diamètre chez Nautilus) entourant des aires intertrabéculaires minces, découpées en champs polygonaux (empreintes cristallines).

Les nacres de Bivalves ont un agencement de cristaux différent d'une lamelle à la sui-

vante : les axes a sont parallèles à une direction commune (avec quelques fluctuations). Cette nacre est biaxe mais avec un angle des axes toujours inférieur à celui d'un monocristal d'aragonite (Sabatier, 1953) ; les pores trabéculaires sont petits et de tailles diverses. Il pourrait en être de même chez le Monoplacophore Neopilina.

Les nacres des Gastéropodes et des Nautiloïdes ont des ultrastructures très comparables. Dans la nacre des Gastéropodes, les axes a sont orientés au hasard, dans un désordre complet autour de l'axe c perpendiculaire à la stratification de la nacre. Chez les Nautiles, l'axe a est surtout perpendiculaire aux lignes de croissance. C'est une nacre uniaxe (Sabatier, 1953). Les plaquettes sont hexagonales (troncatures (001) et (110) du prisme orthorhombique) (Grégoire, 1962)). Les pores du réseau trabéculaire sont très grands, ovales chez les Nautiles, cylindriques chez les Gastéropodes. Pseudorthoceras, du Pennsylvanien, étudié par Grégoire et Teichert (1965) puis par Mutvei (1969), a permis de reconstituer la même texture.

Dans la nacre des autres Céphalopodes, les axes a sont parallèles respectivement à deux directions faisant entre elles un angle de 120°. La nacre des cloisons de la Spirule est très différente par l'aspect des cristaux et la structure de la conchyoline, laquelle est composée de fibrilles parallèles et forme une membrane plus épaisse, sans trabécules, qui rappelle celle de la couche non calcifiée du tube siphonal des Nautiles.

b. Rôle de la nacre dans la résistance à la compression, à la déformation et aux chocs. - La nacre, matière hybride dans laquelle coexistent une protéine et de l'aragonite, est en tête de tous les essais de résistance aux chocs, aux déformations et à l'écrasement. Il n'est donc pas étonnant que dans les mollusques de l'épifaune littorale très exposée aux chocs, elle soit largement répandue. Elle compose la majeure partie de la coquille des Pholadomyidés fouisseurs, si mince qu'elle est transparente, ce qui explique que la plupart des Pholadomyes fossiles ont perdu toute trace de test. On cite aussi des Inocérames crétacés à mince coquille nacrée dont le diamètre dépasse 2 mètres.

c. "Nacres" de calcite. - Les couches à texture foliée qui tapissent l'intérieur des coquilles de Gryphaea angulata, de Pecten jacobeus et d'Anomia ephippium offrent un éclat irisé qui rappelle celui de la nacre. C'est ce que de nombreux auteurs (Sabatier, 1952 ; Watabe et al., appellent "nacre de calcite" pour la distinguer de la nacre véritable dont la partie minérale est de l'aragonite. En fait il ne s'agit aucunement de nacre. Chaque lamelle est composée de fibres de diamètre inférieur à 1 μ , parallèles à sa surface, de directions diverses, en tous cas indépendantes des lignes de croissance, mais dont l'orientation cristalline est régulière. Le plan réticulaire (411) y est parallèle à la surface des lamelles, tandis que la rangée (122) est parallèle à l'axe des fibres, si on prend comme référence le rhomboèdre C^3, maille élémentaire, et non le rhomboèdre de clivage p. Cependant, bien que les plans (411) soient bien parallèles, la direction des fibres s'écarte de la direction moyenne d'un angle de + 8° autour d'une normale à la lamelle. La lamelle peut donc être assimilée à un monocristal qui ne serait pas parfait. Mais pour ce monocristal, ni le plan de clivage ni les faces du rhomboèdre primitif ne jouent un rôle dans l'arrangement des cristallites (Sabatier, 1952). On notera que les éléments de cette texture sont de beaucoup plus grande dimension que ceux de la nacre.

IV - Mécanique de la coquille.

La coquille des Mollusques est aussi un kinésisquelette (Termier et Termier, 1966), pourvu de propriétés mécaniques, comportant en outre certains points privilégiés. Comparable à l'os dans ses propriétés mécaniques, bien que celui-ci renferme beaucoup plus de matière organique (40 %

de collagène), son rôle principal est de protéger le corps, et plus particulièrement la cavité palléale, contre l'écrasement. Taylor et Layman (1972) ont fait sur divers Bivalves des essais de dureté, de déformation, de choc, qui démontrent que toute coquille est plus élastique que les carbonates minéraux qui la composent, pris isolément. En ce qui concerne la compression, quelques coquilles réagissent comme un élastomère : ce sont celles à texture nacrée, riches en matière organique et homogènes, pourtant pauvres en protéines (Arctica islandica) ou à nacre lenticulaire (Neotrigonia margaritacea). Leur résistance à la compression peut atteindre deux fois celle de l'os le plus solide. Malgré sa richesse en protéines, la texture prismatique reste faible. La résistance à la fracture se rencontre en ordre décroissant dans les textures suivantes : nacrée et homogène ; prismes composites ; homogène, lamellaire ; croisée complexe ; prismes de calcite et structure foliée de Pecten, lamellaire croisée, prismes composites (Codakia), foliée (Ostrea). En ce qui concerne la déformation, la nacre reste la structure la plus résistance, puis vient la couche lamellaire croisée de Tridacna, ensuite la texture homogène, suivie de près par la couche prismatique de Pinctada ; la plus faible est encore le structure foliée de Crassostrea gigas. Aux chocs c'est aussi la nacre qui résiste le mieux ; puis viennent la texture homogène, les prismes de calcite, la texture lamellaire croisée complexe, enfin la très faible texture foliée de Crassostrea. Chez Ostrea edulis et Placuna placenta, l'impact ne crée par un étoilement de craquelures mais un trou bien délimité. En ce qui concerne la dureté, la structure prismatique composite se place au premier rang, puis viennent ex-aequo la lamellaire croisée complexe, la lamellaire croisée et l'homogène, ensuite les nacres et les prismes d'aragonite, ensuite les prismes d'aragonite, ensuite les prismes de calcite, enfin la structure foliée qui est la plus tendre. L'âge peut augmenter la dureté (Stavelia horrida), parfois de l'intérieur vers l'extérieur, la couche la plus externe étant alors la plus dure (Laevicardium crassum, Arctica islandica).

1 . Caractéristiques texturales des divers Mollusques.

a. Polyplacophores.

La coquille se compose de 8 plaques articulées essentiellement composées d'aragonite (contenant 97,88 % de CO_3Ca chez Acanthopleura spiniger) symétriques selon le plan de symétrie du corps. Elles sont entourées d'une ceinture incrustée de spicules et d'écailles. La texture est complexe et très particulière. Sous un mince périostracum se situe, couvrant l'ensemble de la coquille, le tegmentum à croissance latérale, riche en matière organique, mais cependant calcifié ; il est traversé par de nombreux canaux abritant les pédoncules de capteurs sensoriels, les esthètes et les yeux. Sa texture est granuleuse ou entrecroisée. L'articulamentum à croissance latérale, sous-jacent, mais au niveau des articulations seulement, est composé de matière organique et de fibres disposées en éventail (pseudoprismes ?), devenant perpendiculaires à la surface supérieure. Enfin l'hypostracum, couche inférieure se trouvant surtout dans la zone axiale, qui s'accroît en épaisseur aussi bien que latéralement, est riche en calcaire. Sa texture est composée de lamelles résultant de faisceaux de fibrilles croisées. C'est la couche qui ressemble le plus aux tests des autres mollusques. Parfois, un mésostracum analogue à l'hypostracum intervient entre l'articulamentum et l'hypostracum.

Bergenhayn (1960) a montré que les formes anciennes de l'Ordovicien (Paleoloricata) sont dépourvues d'articulamentum.

b. Monoplacophores.

La texture du test de Neopilina galathaea a été étudiée par W.J. Schmidt (1959). Sous le périostracum, la couche externe, très épaisse, comporte des sortes de prismes complexes aragonitiques à section transversale polygonale et dont les éléments sont en fait des gerbes de fibres. Ces "prismes" sont recoupés par des lames parallèles dans leur zone la plus externe, ce qui contribue à leur donner l'aspect de portions de sphérolithes. Une très mince couche nacrée leur est sous-jacente, que limite vers l'intérieur une très mince couche prismatique, percée par de très fins tubules. Ce Mono-

placophore actuel ne possède donc qu'un ostracum et pas de cortex. Erben, Flajs et Siehl (1968) ont montré que la coquille de Pilina, du Silurien, avait la même structure, la couche la plus interne cependant étant composée de très fines lamelles et non de prismes. Chez Tryplidium, le test est plus épais, finement lamelleux, semble-t-il, et percé par de nombreux pores ramifiés vers l'intérieur. Chez Scenella, du Cambrien, des traces de nacre ont été mises en évidence.

c. Scaphopodes.

La texture du test aragonitique des Scaphopodes montre une mince couche (prismatique ?) externe, considérée parfois comme un périostracum altéré, et un ostracum analogue à celui des Bivalves en ce qu'il s'agit de lamelles croisées concentriques. En section transversale au tube coquillier, ces lamelles dessinent des chevrons ; en section longitudinale, des pseudo-prismes (lames principales). La couche interne est mince et surtout composée d'accroissements concentriques lamelleux.

Chez Dentalium sexangulum Schröter du Pliocène, la densité des chevrons s'accroît au fur et à mesure qu'on se déplace vers l'extérieur, comme réalisant une fausse structure prismatique.

d. Céphalopodes.

La coquille des Céphalopodes peut être très complexe : elle comprend essentiellement une coquille cloisonnée aragonitique et nacrée au moins dans les formes actuelles, le phragmocone. Chez les Coléoïdes, le phragmocone se termine par un proostracum ne s'en distinguant que par sa position très antérieure car les stries d'accroissement sont communes aux deux. Le rostre calcitique (Bélemnites) est également spécial aux Coléoïdes. L'aptychus des Ammonites est calcitique et de texture cellulaire très caractéristique.

Nous nous intéresserons surtout ici à l'ostracum qui compose le phragmocone. Chez les Nautiloïdes orthocones du Paléozoïque, il semble bien que des couches calcitiques existent au moins à la partie externe de la coquille. Chez les Nautiles actuels, la coquille est composée de nacre dans sa presque totalité ; on distingue aussi une couche organique (couche noire) dont le dépôt précède celui de l'ostracum. La couche externe, porcelanée, est composée d'aiguilles fasciculées.

Chez les Ammonoïdes existe un type spécial de texture, la couche ridée (Barrande) (wrinckled-layer de Foord et Crick, 1897), dorsale et ventrale, qui varie d'un groupe à l'autre au cours de Paléozoïque (House, 1970) et se retrouve dans le Jurassique (Senior, 1971). Cette couche était déposée adoralement dans la chambre d'habitation et semble avoir eu pour effet d'en niveler la surface interne.

La coquille du Nautile comporte sous la couche noire organique, un ostracum porcelané composé de grains (passant vers l'intérieur à des prismes) d'aragonite dans une matrice de conchyoline et au-dessous duquel vient la couche nacrée de l'ostracum, formée de cristaux hexagonaux d'aragonite soudés par de la conchyoline ; enfin vient un film de conchyoline déposé par les aponévroses des muscles rétracteurs. L'ensemble de la nacre et de ce film constitue l'hypostracum. Les septes sont composés d'une base de conchyoline supportant une couche nacrée recouverte d'une couche de spicules d'aragonite.

Le phragmocone aragonitique de Sepia (sépion = os de seiche) est sécrété à partir de l'épithélium ventral. On distingue des lamelles (équivalents des septes des Nautiloïdes) réunies entre elles par des piliers et, entre les lamelles, des lamelles intermédiaires. Les espaces entre les lamelles sont remplis de gaz (97 % d'azote). A. Richard (1967) a montré que le rythme de formation des stries superficielles est fonction de la température et du métabolisme minéral, la distance interlamellaire restant inchangée. Nous remarquons que chaque pilier se montre constitué de fines plaquettes

empilées comme cela est le cas pour les prismes ou les lamelles principales des coquilles de Bivalves. Une couche externe concrétionnée constitue la surface granuleuse.

e. Bivalves.

Il y a contact entre la coquille et l'épithélium palléal en bordure de la coquille par l'intermédiaire du périostracum et au niveau des insertions musculaires. Ailleurs, tous les constituants de la coquille, qu'il s'agisse de la matière organique (conchyoline) ou des carbonates de calcium qui la minéralisent se déposent à partir d'un fluide extrapalléal, situé de part et d'autre de la ligne palléale dans une cavité comprise entre le manteau et la coquille, liquide qui sert d'intermédiaire entre les cellules sécrétrices et la coquille. Le periostracum sert de moule, de substrat pour la coquille. Le carbonate est soit la calcite soit l'aragonite ; généralement, les deux coexistent dans la même coquille dans des couches séparées. Mais la séparation entre les deux minéraux semble liée à la composition en protéine du fluide extrapalléal : quand la calcite seule se dépose, une seule fraction protéinique est présente ; quand de l'aragonite est présente, il y a trois fractions protéiniques. La présence de mucopolysaccharides dans la matrice organique de la coquille comme dans le sang des Bivalves permet la régénération de la coquille (Kobayashi, 1964 ; Wilbur, 1964).

Le rapport aragonite/calcite dans les coquilles de Bivalves apparaît dans l'ensemble des formes modernes comme supérieur à 1, à de rares exceptions près. Il est incontestable que ce rapport croît avec une température élevée et diminue avec une salinité accrue (Lowenstam, 1954, 1964 ; Dodd, 1963, 1966).

Oberling (1955) subdivise, d'après la texture de leur coquille, les Bivalves en trois groupes :

- nacroprismatique, pourvu d'une couche externe prismatique et d'une couche interne nacrée. Il comprend les Nuculacés, les Unionacés, les Trigoniacés et les Anisomyaires à l'exception des Dreissenidés ;

- folié, pourvu d'une ou plusieurs couches foliées. Ce sont les Monomyaires et quelques Pachyodontes (Rudistes) ;

- lamellaire complexe, pourvu de couches moyennes lamellaires croisées et d'une couche interne lamellaire croisée complexe. Ce sont les Arcacés, les Dreissénides et les Hétérodontes d'une façon générale.

On peut aussi considérer comme un trait caractéristique de certaines coquilles de Bivalves la présence de tubules coupant la stratification et dont l'origine et la fonction restent à déterminer.

- Protobranches - Paléotaxodontes. - Les Protobranches ont une position privilégiée parmi les Bivalves, près de l'origine de ceux-ci. Aussi la texture des Nucules modernes est-elle fort intéressante dans notre enquête. La coquille est composée d'aragonite répartie en deux types de texture : la couche supérieure prismatique, formée de faisceaux de prismes subparallèles à la surface et deux couches inférieures nacrées. Ce sont des nacroprismatiques. Cependant, chez les fossiles il semble (Bøggild, 1930) qu'un type plus ancien ait eu une structure lamellaire croisée (exemple : N. lineata du Trias alpin). Chez les Nuculanacés, les couches interne et externe ont une texture homogène. Les Solémyacés, également aragonitiques, ont une couche prismatique externe et une couche homogène interne.

- Ptériomorphes. - Les Ptériidés ont une coquille nacroprismatique composée de deux couches subégales : une couche de prismes calcitiques très réguliers et une couche nacrée caractérisent les Avi-

cules actuelles. Mais les types anciens sont pratiquement dépourvus d'aragonite : les Aucelles, par exemple, ont une texture lamellaire croisée, que Bøggild rapprochait de celle des Patellidés et aussi de certaines Gryphées.

Les Ptériacés, Pinnacés, Isognomonidés de type moderne, ont une couche externe prismatique et une couche interne nacrée. Les Myalinidés carbonifères ont également une couche externe prismatique. Ce sont des nacroprismatiques.

Les coquilles de Mytilacés ont des textures diverses : soit purement aragonitiques (Congeria, Dreissenia) à couche lamellaire complexe avec ou sans nacre, soit avec de fines couches de prismes calcitiques (Mytilus, Modiola). Certaines renferment des tubules.

Les Arcoïdes ont une coquille entièrement constituée par de l'aragonite de texture lamellaire croisée à l'extérieur texture lamellaire croisée complexe à l'intérieur. Ce sont des lamellaires complexes. Parfois le myostracum se prolonge à travers la couche interne par des extensions en forme de piliers, les piliers myostracaux. Chez Glycymeris, en outre, l'érosion superficielle de la coquille fait apparaître une ornementation interne que Wrigley (1946) a décrite comme appartenant à une couche centrale, plus résistante, de la coquille, et qui fournirait la charnière et les impressions musculaires. Le dessin en coupe transversale de ces "piliers" est de valeur spécifique (Chavan, 1943). Cependant la comparaison avec des côtes radiaires normales, mais appartenant à la couche moyenne, ou même externe, s'impose (pl. III, fig. 4).

Notons que chez les Conocardiidés paléozoïques, la couche externe est de calcite prismatique assez compliquée et que la couche interne semble avoir été composée d'aragonite.

- Monomyaires. - Les Monomyaires ont presque le monopole des textures foliées dont la composition minérale est calcitique dans sa majeure partie. Des Aviculopectinidés présentaient dès le Dévonien supérieur (Termier et Termier, 1972) la texture en zigzag décrite chez certains Pectinidés liasiques par Bøggild (1931) ; et au Carbonifère inférieur, la coquille de Saharopteria (Pareyn, Termier & Termier, 1972) était uniquement foliée. Les Ostréidés ont une coquille de type voisin, dans laquelle les lamelles dessinent cependant un réseau plus lâche, jusqu'à former de véritables cavités.

Les Pectinacés actuels n'ont pas de couche interne nacrée mais une couche de "nacre de calcite" ; auprès de calcite foliée, de l'aragonite est présente dans la coquille. Elle forme entre autres le myostracum et les ligaments calcifiés. Les Aviculopectinacés paléozoïques n'avaient pas non plus de nacre. Ici, d'après Jackson (1890) et Newell (1937), la valve droite seule possède une couche externe prismatique (la valve droite du jeune seulement chez les Pectinidés, en fait pseudoprismatique). Une texture particulière, la texture lamellaire en zigzag, se rencontre déjà dans le Carbonifère inférieur (Aviculopectinidés) et elle est largement répartie parmi les Pectinidés. Chez les Pectinidés nageurs, le rôle du muscle adducteur est très important. La présence d'un myostracum aragonitique à texture prismatique souligne les efforts tracteurs auxquels est soumise la coquille. Ce myostracum, comme celui des Patelloïdes, est laissé sous forme d'une plaque résiduelle lorsque la croissance entraîne le déplacement du muscle : c'est une sorte de lame à l'intérieur de la coquille. Chez les Limidés, la couche externe est formée de lamelles croisées en calcite tandis que les couches internes sont aragonitiques. Les Spondylidés et les Plicatulidés ont une coquille de texture voisine : la couche externe calcitique est foliée et porte de nombreuses irrégularités : cette couche reste fragile et elle est taraudée par de multiples organismes. Les couches moyennes et internes y sont de texture lamellaire croisée complexe et aragonitiques. Toute la coquille est finement perforée par des tubules chez les Spondylidés, qui sont associés en général à des faciès récifaux.

- Foliés. - Un ensemble presque entièrement composé de coquilles calcitiques à structure foliée est celui des Anomiacea et Ostreacea.

Chez les Ostréacés, dépourvus de périostracum, il ne se forme généralement pas de couche externe prismatique, sauf à la valve libre de rares espèces. Mais la coquille est presque entièrement composée de calcite foliée, mis à part le myostracum, le ligament et la prodissoconque qui sont en aragonite. Dans le calcitostracum des Huîtres, dont la texture est la moins résistante qui soit, certains feuillets laissent entre eux des lacunes qui restent vides, ou plutôt sont remplies d'eau ou d'une poudre crayeuse de calcite blanche. Ces zones lacuneuses (celluleuses), bien connues chez Pycnodonta, etc., se forment à la période du frai.

Chez les Anomiacés, la coquille est aussi de calcite foliée. En ce qui concerne la couche interne, elle est donnée comme aragonitique lamellaire croisée ou lamellaire croisée complexe (Taylor, Kennedy et Hall, 1969). Cependant, en 1952, Sabatier a identifié comme calcitique la couche interne ("nacre" de calcite) du Pectinidé Pecten jacobeus, de l'Ostréidé Gryphaea angulata et de l'Anomiidé Anomia ephippium. Elle est foliée chez Placunanomia (fig. 1).

- Hétérodontes. - Les Bivalves Hétérodontes montrent bien par la texture de leur coquille qu'ils appartiennent à un phylum distinct des Ptériomorphes. Leur coquille est entièrement aragonitique. Les formes assez primitives, ou Palaeohétérodontes, comme les Trigonioidea et les Unionioidea, possèdent une couche externe prismatique et des couches moyennes et internes nacrées. Ce sont des Nacro-prismatiques. Mais chez les Unionoidea nous avons observé le passage des lamelles moyennes aux prismes externes et leur texture finement striée par les accroissements successifs (fig. 1). Ce sont des lamellaires complexes.

Les Astartidés ont une couche externe lamellaire croisée et une couche interne prismatique (myostracum ?). Chez les Crassatellidés, cette dernière manque et les lamelles de la couche externe se rebroussent jusqu'à devenir presque verticales à la surface (comme chez les Unionidés).

Chez les Mégalodontidés, d'après Bøggild (1930), il y a une couche externe homogène ou prismatique et une couche interne complexe composée de l'alternance de texture prismatique irrégulière et de texture lamellaire croisée. Chez les Rudistes qui en descendent et qui vivaient dans les mers chaudes, s'agrégeant en massifs construits, la plus grande partie de la coquille est calcitique et va donc se rattacher au groupe folié. Chez les types primitifs (comme les Diceratidés), la couche externe était assez bien développée ; mais chez les Caprinules, elle n'existe plus dans la valve fixée ; chez les Hippurites, la couche externe a complètement disparu. La coquille de ces types évolués était alors composée de lamelles entrecroisées laissant de larges lacunes. Chez les Radiolites, la texture cellulo-prismatique (Cayeux) se montre formée de prismes creux.

Chez les Chamacés actuels, dont le mode de vie est assez comparable, la couche externe est riche en calcite, d'après Lowenstam (1954, 1963, 1964) et Taylor, Kennedy et Hall (1969). Cependant Bøggild (1930) affirme que les espèces qu'il a étudiées ne renferment pas du tout de calcite. La couche externe est lamellaire croisée avec des lamelles concentriques tandis que la couche interne offre une alternance de texture prismatique et lamellaire croisée complexe. L'étude de Taylor et al. (1969) montre que la couche lamellaire croisée complexe de Chama nubea est traversée par des piliers myostracaux, de type prismatique, larges de 0,1 à 0,5 mm, arrivant à former une bosse à la surface interne de la coquille. Ces auteurs les interprètent comme des attaches du manteau qui ont pénétré à l'intérieur de la coquille sous la forme de papilles provenant de l'élongation de cellules normales.

Chez les Lucinidés (Bøggild 1930) la couche externe est formée de prismes disposés en

éventails couchés parallèlement à la surface comme chez les Nucules. La couche moyenne est formée de lamelles croisées, la couche interne est lamellaire croisée complexe ou prismatique (myostracum ?).

Les Cardiidés sont très utilisés dans les études sur la croissance de la coquille. La texture lamellaire croisée de celle-ci est semblable à celle des Lucinidés. Bøggild (1930) y a observé le passage de la couche lamellaire croisée moyenne à la couche externe prismatique. La couche interne est lamellaire croisée complexe. Les Cyprinidés sont du même type, sauf les formes les plus anciennes dont le test a une structure homogène.

Chez les Vénéridés, la couche externe est normalement lamellaire, avec des dispositions variables de lamelles. Mais chez Tapes, la couche externe est prismatique et bien séparée de la couche sous-jacente homogène. Certains représentants du genre Venus et le Donacidé Donax possèdent une couche externe prismatique complexe, les prismes étant eux-mêmes réunis en faisceaux tangentiels, et une couche lamellaire croisée sous-jacente.

Chez les Tridacnidés, Bøggild signalait une seule couche de lamelles croisées concentriques devenant presque verticales vers l'intérieur.

Les Cyrénidés ont une couche externe lamellaire croisée et une couche interne lamellaire croisée complexe alternant avec des zones prismatiques (myostracum ?). Chez les Tellinidés, la couche externe est formée de lamelles croisées concentriques assez grossières et la couche interne, complexe avec alternance de lamelles croisées et de lames prismatiques. Les Solénidés et les Scrobicularidés ont une couche externe de lamelles concentriques croisées de taille irrégulière et une couche interne complexe. Chez les Mactridés, la coquille peut être composée entièrement d'une couche concentrique de lamelles croisées, aboutissant parfois à des directions radiales dans la partie moyenne du test. Dans certaines Mactra de l'Eocène, la partie interne devient homogène ; ailleurs apparaît une couche prismatique moyenne ou encore la couche interne est de type complexe. Chez Lutraria, la couche la plus externe devient prismatique avec ses éléments perpendiculaires à la surface.

Les Bivalves fouisseurs pourvus de gros siphons (Desmodontes) ont des coquilles assez particulières : chez les Panopaeidés, la couche supérieure est homogène, la couche inférieure grossièrement prismatique.

Chez les Pholadomyidés, la structure nacrée prédomine, souvent d'ailleurs dans une coquille extrêmement mince. Dans les Anatinidés, la coquille est essentiellement nacrée mais la nacre est comprise entre deux fines couches prismatiques.

Chez Mya (Myidés), d'après Bøggild (1930), la couche externe homogène recouvre une couche de lamelles croisées concentriques, puis une couche complexe. La couche de lamelles croisées concentriques compose l'essentiel de la coquille chez M. arenaria.

Dans le Clavagellidé Aspergillum, Bøggild décrit pour le tube siphonal une structure prismatique, laquelle, dans la coquille, alterne avec des couches homogènes. L'ensemble est exclusivement aragonitique.

Parmi les Pholadidés, Bøggild a étudié Zirphaea crispata mais ses résultats semblent assez mal dégagés. La couche interne est homogène ou complexe, la couche moyenne est de lamelles croisées concentriques. Les couches externes n'ont pas été étudiées en fonction de leur position.

Chez les Térédinidés, Teredo offre une coquille aragonitique lamellaire croisée et un tube de calcite. Tandis que chez Teredina, il est en aragonite. Tous les tubes sont de texture prisma-

tique.

f. Gastéropodes.

L.P.M. Timmermans (1969) a montré sur Lymnaea stagnalis que trois couches épithéliales sont responsables des trois couches coquillières : sur la flanc interne du pli externe de l'épithélium palléal externe, le sillon couvert de cellules cuboïdes sécrète le périostracum ; la ceinture à cellules étroites et allongées, et l'épithélium externe columnaire inférieur, couvrant l'ensemble du sac intestinal, sécrètent les deux couches calcaires. Une partie du sillon et de la ceinture sont riches en ARN et en peroxydase, laquelle produit un tannage des protéines du périostracum. Le reste de la ceinture contient de l'ARN sans peroxydase : elle compose la matrice organique de la couche calcaire externe. L'épithélium inférieur riche en glycogène, anhydrase carbonique et phosphatase alcaline induit les couches calcaires et leur matrice organique.

Les groupes texturaux de Gastéropodes diffèrent quelque peu de ceux qui ont été délimités pour les Bivalves : la couche externe peut être prismatique et calcitique ; c'est le cortex, dont la présence est assez rare. Quant à l'ostracum aragonitique, il se range dans des modèles souvent inédits définis dans les rubriques suivantes :

- nacroprismatique : ce groupe à couche externe calcitique et couche interne nacrée, bien représenté chez les Bivalves, ne se rencontre que chez certains Archéogastéropodes (Pleurotomariidés, Haliotidés, Turbinidés, Delphinulidés, Trochidés) ;

- cortico-lamellaire : il y a un cortex calcitique et un ostracum lamelleux chez les Belléophontoïdes, les Fissurelloïdes, les Patelloïdes, les Phasianellidés et les Néritoïdes. A cette seconde catégorie d'Archéogastéropodes, qui groupe de nombreux caractères primitifs, doivent être ajoutés les Epitonioïdes, ainsi qu'une partie des Néogastéropodes (Muricoïdes, Fusoïdes) où le cortex se superpose à un ostracum typique ;

- ostracal : l'ostracum reste seul composé de trois couches de lamelles verticales (Kessel, 1933), présentant d'une façon presque invariable une continuité parfaite, l'hétérogénéité provenant d'une torsion à 90° entre la couche moyenne à lamelles longitudinales et respectivement les couches externe et interne à lamelles transverses. Ce groupe comprend l'ensemble des Méso- et des Néogastéropodes, à quelques exceptions près.

La texture des coquilles de Gastéropodes a été étudiée dans toutes les familles (Carpenter, 1845, 1848 ; Bøggild, 1930 ; Mac Clintock, 1967).

- Caractères de l'ostracum s.s. - On a limité l'acception du terme ostracum à la coquille aragonitique qui constitue souvent la partie principale du test des Gastéropodes. Il est composé d'au moins trois couches : les lamelles de la première sont souvent perpendiculaires aux stries de croissance. Certains éléments structuraux de cette couche passent à la deuxième après une torsion. La deuxième est généralement bien séparée de la troisième (Muricidés).

On a souvent parlé de vatérite parmi les carbonates de calcium composant les coquilles de Mollusques. En fait, ce minéral instable se rencontre surtout dans les régénérations de coquilles, par exemple d'Helix et de Viviparus.

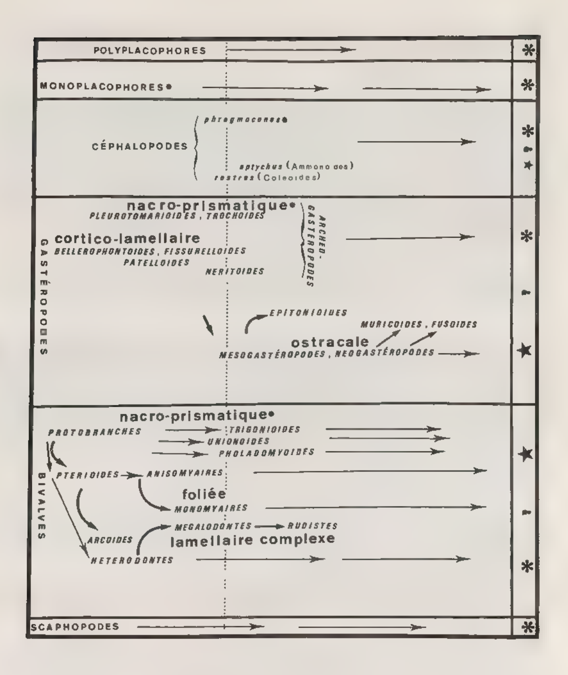


Fig. 1 – Diverses textures de la coquille des Mollusques.

Signification des symboles : la fleur à six pétales correspond à la présence d'aragonite dans la coquille ; l'étoile à cinq branches correspond à la présence de calcite dans la coquille. L'astérisque suivant un mot signifie que la coquille ou partie de coquille concernée présente une couche interne nacrée.

- Bellerophontoïdes. - Une terminologie spéciale a été proposée pour les couches de la coquille d'Euphemites par Knight (1931) puis Moore (1941) : l'inductura (Knight) recouvre le bord pariétal au niveau de l'ouverture et s'étend sur un demi-tour de la perinductura ; la coinductura (Moore) recouvre la précédente en formant un cal plus épais et moins étendu , la perinductura (Moore) est une couche déposée à l'extérieur de la coquille par un repli du manteau sur la lèvre externe de l'ouverture.

La perinductura et l'inductura ont été décrites comme des structures prismatiques. La structure de la coinductura n'est pas connue. Vers l'intérieur de la coquille, deux couches considérées comme prismatiques par Moore se sont révélées être des couches lamellaires entrecroisées chez Euphemites vittatus du Pennsylvanien supérieur du Texas. Une soi-disant couche nacrée décrite tout à fait à l'intérieur par Weller et Moore n'existe pas (Mac Clintock, 1967). La structure lamellaire entrecroisée complexe a été observée aussi par Mac Clintock chez Bellerophon (Pharkidonotus) percarinatus Conrad. Ce type de structure est connu dans des Néritidés du Tertiaire inférieur.

L'absence de couche interne nacrée chez les Bellerophontoïdes les éloigne des Pleurotomarioïdes. La structure des Bellérophontoïdes semble se rapprocher bien davantage de celle des Fissurelloïdes qui est entièrement lamellaire entrecroisée d'après Mac Clintock (1963).

Une couche lamellaire croisée comparable a été observée chez un Euomphaloïde, Coronopsis vagrans, de Nouvelle Zélande (Waterhouse, 1963). Rappelons que pour Bøggild (1930) les Euomphalidés avaient une couche externe prismatique laquelle pourrait avoir été calcitique.

- Patelloïdes. - Chez les Patelloïdes (Mac Clintock, 1967) la coquille comporte plus de calcaire qu'elle n'en renferme dans les autres Gastéropodes. La couche prismatique externe des Acméides est composée de prismes monocristallins de calcite ou de fibrilles allongées. Vers l'intérieur, la calcite constitue une couche foliée, comparable à celle des Huîtres, où l'axe c des cristallites est parallèle aux feuillets ; il existe aussi des types de couches entrecroisées, formées de lamelles de calcite (foliée) ou d'aragonite (lamellaire). Citons enfin un type entrecroisé complexe dont les agrégats cristallins aboutissent à un aspect de cone-in-cone.

En ce qui concerne les Patelloïdes, la structure de la coquille reflèterait plutôt la phylogénie que l'écologie (Mac Clintock, 1967), mais établir cette phylogénie nécessiterait une connaissance du test des premiers types de ce groupe.

Les Acméidés, considérés généralement comme primitifs à cause de la présence d'une cténidie, sont les seuls à posséder des représentants pourvus d'une couche prismatique simple, encore que certains d'entre eux aient une couche prismatique complexe. Leur couche la plus interne est de texture lamellaire croisée radiale. Ils comptent, en outre, une couche fibrillaire (très rarement remplacée par une couche foliée) et une couche lamellaire entrecroisée concentrique qui lui est sous-jacente. Seule Acmaea (Collisella) scabra est différent, essentiellement composé de couches foliées modifiées.

Les Patellidés de type Patelle, sans cténidie, ont une couche externe foliée entrecroisée concentrique, puis lamellaire entrecroisée concentrique, et la couche interne est lamellaire entrecroisée, radiale ou complexe. Nous noterons la présence de deux types de couches calcitiques primitives : la couche prismatique simple, externe, des Acméidés, la couche foliacée entrecroisée externe des Patellidés. Ces couches ne sont pas connues, parmi les Gastéropodes, ailleurs que chez les Patelloïdes. Patellidés et Acméidés se trouvent donc en fait équivalents pour le moment dans les recherches phylogénétiques.

- Archéogastéropodes. - Les Archéogastéropodes, qui doivent être séparés à notre avis des Fissurelli-

dés et des Patelloïdes, présentent un ensemble de coquilles à couche interne nacrée : les Pleurotomariidés où Bøggild signale une couche externe prismatique, les Haliotidés, dont la couche externe serait homogène (pl. IX, fig. 2 de Bøggild) mais qui offre tout de même des parties finement prismatiques comparables à celle que Bøggid figure (pl. IX, fig. 3) comme couche calcitique. On pourrait parler ici de l'apparition d'un cortex. A ces formes dibranchiées s'ajoutent dans le même groupe les Turbinidés, les Delphinulidés et les Trochidés.

Cependant parmi les Archéogastéropodes, les Phasianellidés, dont la couche externe probablement prismatique, sont dépourvus de nacre.

Les Néritoïdes, séparés par de nombreux auteurs des Archéogastéropodes, sont également dépourvus de nacre. Chez les Néritidés, il y a un cortex calcitique (qui porte les colorations) irrégulièrement prismatique et plus ou moins épais selon les genres. L'ostracum est composé de lamelles croisées transverses et souvent d'une couche interne lamellaire croisée complexe, comme chez les Bivalves.

- Gastéropodes modernes. - Ce sera la caractéristique de l'ostracum des Gastéropodes de type moderne d'être en fait d'une texture très homogène dans laquelle l'orientation des lamelles principales change d'une couche à l'autre, ce qui augmente certainement la solidité.

Chez les Mésogastéropodes, il n'y a jamais de nacre. Un cortex prismatique est présent chez les Littorinidés, tandis que l'ostracum est composé de lamelles croisées formant des couches où les lamelles sont transverses et d'autres où elles sont longitudinales.

Chez les Hipponicoïdes, dont le mode de vie est très particulier, on distingue quelques aberrations . dans le Calyptraeidé Crepidula fornicata, sous le cortex de prismes verticaux, nous avons observé une couche ostracale de prismes couchés tangentiellement (cette couche n'existe pas dans le septum), puis une stratification de couches lamellaires. Chaque famille a sa texture propre. Chez l'Hipponicidé Hipponyx, la texture est de type normal. Les Xénophoridés possèdent un ostracum à texture normale, mais le cortex prismatique possède des propriétés agglutinantes permettant à l'animal d'incruster dans sa coquille des corps étrangers.

La texture des Naticoïdes est de type normal.

Chez les Cérithoïdes, la texture de l'ostracum est selon le plan habituel chez les Turritellidés, les Vermétidés, les Cérithidés. On observe toutefois des variations dans l'épaisseur du test ; par exemple chez Dendropoma maximum (Sow.), le problème est résolu par la multiplication des couches internes à lamelles croisées alternantes qui épaississent la coquille. La présence d'une couche à tendances prismatiques à la partie externe du tube coquillier se rencontre aussi chez Vermicularia et est d'ailleurs esquissés chez Turritella. En outre, chez Turritella, les couches internes constituent des cloisons qui isolent les premiers tours abandonnés par l'animal. Parmi les Cérithidés nous avons étudié le test de Terebralia palustris Brug, des mangroves malgaches, qui montre de forts beaux types de couches lamellaires croisées alternes ; il semble posséder un cortex.

Campanile giganteum, de l'Eocène, qui est peut-être voisin des Nérinées, offre la structure normale, avec tendance à la formation de piliers dans les couches externes qui deviennent ainsi subprismatiques.

Les Epitonioïdes constituent un groupe très particulier homogène dans son régime (ils

se nourrissent de Cnidaires), ce qui se traduit par un même type de radula. Cependant l'aspect de la coquille des Janthines et de celle des Scalaires qui composent ce groupe est très différent. Il est donc intéressant que la texture de ces coquilles soit comparable (Bøggild, 1930) bien distincte du type moyen des autres Gastéropodes. Chez Janthina, dont la coquille est excessivement mince, il y a un cortex calcitique constituant la moitié en épaisseur de la coquille, et dont la texture n'est pas prismatique mais irrégulière et plutôt grenue, et un ostracum formé d'une seule couche lamellaire croisée transverse. Chez les Scalaires, le cortex est prismatique ou grenu, et l'ostracum comprend plusieurs couches.

Chez les Stromboïdes, les couches habituelles sont bien délimitées. Chez Aporhais pes pelecani Linné, nous avons observé une couche concrétionnée riche en matière organique entre deux tours se recouvrant et qui pourrait bien représenter le vernis déposé par le recouvrement palléal particulier aux coquilles ailées.

Les Cypraeoïdes ont la structure normale des Gastéropodes. Comme ce sont des coquilles vernissées par le recouvrement palléal presque total, il faut en conclure que le vernis a la même texture que le reste de la coquille. Les Tonnoïdes ont un style textural tout à fait régulier.

Les Néogastéropodes constituent les plus évolués des Gastéropodes. En règle générale ils ont le même type de texture. On y trouve pourtant encore de nombreuses nuances.

Chez les Muricidés, les structures sont en effet très variées et la famille présente un bon éventail de possibilités entre la présence et l'absence d'un cortex calcitique.

On rencontre un cortex calcitique aussi chez les Fusidés. En ce qui concerne les autres Néogastéropodes chez les Buccinidés, la couche externe est prismatique et claire comme un cortex, mais elle est composée d'aragonite. Les types les plus spécialisés, Volutidés, Olividés, Térébridés et Conidés, ont la texture gastéropodique typique.

On peut encore citer la coquille d'aragonite homogène des Ptéropodes.

Les Gastéropodes pulmonés d'eau douce comme les Limnées possèdent une coquille d'aragonite du type gastéropodique également, composée de trois couches lamellaires croisées d'orientation différente (Lang et Lucas, 1971).

2. Incidences écologiques.

Dans une certaine mesure, la texture de la coquille rend compte du milieu dans lequel vit un Mollusque. Ce ne paraît pas être le cas des nacres qui se rencontrent aussi bien dans l'épifaune que dans l'endofaune, depuis les eaux douces (Unionidés) et la zone tidale (Trochidés, Ptériacés, Trigoniacés) jusqu'à une profondeur moyenne (Pleurotomariidés) ou grande (Monoplacophores). Au contraire, la possession d'une importante fraction purement clacitique, le cortex, aussi bien chez les Bivalves que chez les Gastéropodes, est spéciale à l'épifaune, surtout dans la zone littorale. Les textures à la fois épaisses et allégées des Bivalves fixés subrécifaux sont calcitiques. Au contraire, le type textural moyen des Bivalves à coquille purement aragonitique, correspond à un mode de vie endofaunal. Celui des Gastéropodes, également aragonitique mais différent dans le détail, se rencontre chez des formes légèrement enfouies ou très littorales. L'aragonite compose toujours les éléments où s'exercent les efforts, par exemple presque toujours le myostracum.

3. Comparaisons avec les Brachiopodes.

La présence d'une couche externe bien distincte de couches internes est également le fait de certains Brachiopodes Articulés, par exemple les Spiriférides, les Térébratulides et les Rhynchonellides. La couche externe est la couche primaire, les couches internes laminaires se composent de la couche secondaire et parfois d'une couche tertiaire, tout à fait interne, de grosses fibres. L'ensemble est constitué par de la calcite, mais la couche primaire, plus rarement conservée, est très souvent formée de fibres perpendiculaires à la surface, donc d'un type "prismatique, semblant associées à des lames de protéines.

La couche primaire externe est plus poreuse et renferme l'essentiel des prolongements (microvillosités ou "caeca") qui semblent étendre l'importance du système convoyeur. La surface externe de la couche primaire est recouverte par un périostracum de mucoprotéine, pourvu d'un film mucopolysaccharide et d'une membrane à trois couches fibrillaires sous-jacentes. Malgré la complexité plus grande du périostracum, la couche primaire des Brachiopodes nous paraît devoir être comparée au cortex des Mollusques. La liaison d'une couche corticale externe "prismatique" avec le périostracum est particulièrement frappante dans les deux cas, et aussi la fragilité fréquente qu'elle présente ne résistant pas ou très mal au choc des vagues.

Ces comparaisons peuvent être poussées plus loin. La présence de concrétions spéciales ajoutées à la coquille au niveau des insertions musculaires : myotest des Brachiopodes, myostracum des Mollusques, concrétions caractérisées dans les deux cas par une solidité qu'accroît le plissement des fibres lamellaires des uns ou l'entrecroisement des feuillets des autres.

Les couches externes de la coquille des Mollusques sont fréquemment perforées par des tubules très minces qui ressemblent à ceux de certains Brachiopodes (Lingulidés, Dalmanellacés : il s'agit des Bivalves Arca, Barbatia, Spondylus et Glycymeris (Oberling 1955, 1964 ; Omori, Kobayashi et Shibata, 1962 ; Omori et Kobayashi 1963 ; Kobayashi 1964), du Monoplacophore Neopilina galathaea (Schmidt, 1959) ; nous y ajouterons le Gastéropode Capulidé Crepidula fornicata. Les esthètes des Chitons sont beaucoup plus larges et mieux comparables aux caeca (microvillosités) des Brachiopodes punctués (Spiriférines, Térébratules).

Conclusions.

La texture de la coquille calcaire des Mollusques est originale, différente de toutes les structures de test des autres invertébrés ; en cela elle permet de reconnaître sur un fragment extrêmement petit son appartenance à l'embranchement. Les diverses classes de Mollusques sont normalement distinctes par les détails de leur texture, même si la composition minéralogique reste toujours indécise entre la calcite et l'aragonite. En tout état de cause, la nacre elle-même permet, par son ultrastructure cette détermination.

Les principales diversifications se rencontrent chez les Bivalves et chez les Gastéropodes. Chacune de ces deux classes présente un type moyen. Chez les Bivalves, ce modèle peut être suivi depuis les Protobranches (Nuculacés) jusqu'aux Hétérodontes, avec ou sans nacre : il offre une couche externe dont les prismes sont étendus tangentiellement à la coquille, une couche moyenne lamellaire croisée, une couche interne lamellaire croisée complexe. Des coquilles ainsi construites se rencontrent surtout dans des formes fouisseuses à faible profondeur.

Chez les Gastéropodes, le modèle moyen se rencontre dans la plupart des Méso- et des Néogastéropodes. La coquille est alors un ostracum composé de trois couches lamellaires croisées, l'externe et l'interne étant orientées transversalement, la moyenne longitudinalement · une continuité absolue existe entre elles, matérialisée par une torsion apparente au niveau de leurs limites. Cette texture joue certainement un rôle dans la solidité de la coquille.

Aussi bien chez les Bivalves que chez les Gastéropodes, de nombreux types s'écartent du modèle moyen. La nacre ne se rencontre pas partout, mais seulement dans certains phylums. Une couche externe calcitique, le cortex, n'est présente que dans les épifaunes, aussi bien chez les Bivalves que chez les Gastéropodes. C'est toujours un élément fragile, se détachant facilement de l'ostracum. Cependant, le cortex se développe chez les Bivalves des milieux récifaux (Rudistes, etc.) ou pararécifaux : chez les Huîtres, la coquille entière, sauf les éléments soumis à des efforts particuliers (myostracum, résilifère), est composée d'une calcite vacuolaire. Il est probable justement que des modèles ajourés sont réalisés plus facilement en calcite qu'en aragonite. Le cortex peut être agglutinant (Xénophoridés), il aide à la fixation des coquilles.

Dans tous les cas l'ornementation des coquilles de Mollusques est essentiellement fonctionnelle. L'ornementation transverse dépend des rythmes universels, locaux ou personnels. L'ornementation longitudinale est composée de côtes qui se présentent comme des piliers augmentant la solidité de la coquille. Ces côtes sont généralement externes (Cerastoderma edule) mais elles peuvent être plus profondes (Glycymeris).

La plupart des zones subissant des efforts sont constituées par de l'aragonite (myostracum). En tout cas, un renforcement de la texture, par exemple une maille plus fine, se rencontre au niveau de la charnière (denticulaire) ou près de la surface.

La texture dont on a décrit de nombreux modèles permet de remarquer que le concrétionnement de type minéral correspondant aux textures dites prismatiques se localise toujours là où les parties molles sont directement en connexion avec le test, qu'il s'agisse de calcite ou d'aragonite et quelle que soit la forme et la dimension des éléments (prismes, fibres, plaquettes empilées). On peut considérer qu'il y a là une véritable nécessité physico-chimique et peut-être mécanique.

On notera aussi que, probablement primitives dans de nombreux phylums, les nacres qui sont mécaniquement les textures les plus résistantes ne figurent pratiquement pas dans les modèles standardisés des Bivalves et des Gastéropodes. La question doit être posée de la raison de ce semi-échec.

TABLE DES MATIERES



PLANCHE I

Fig. 1 et 2 - Sépion de Sepia officinalis. 1. Zone granuleuse externe ; 2. Piliers interseptaux montrant bien leur annelation. Lumière polarisée. (x 120).

Fig. 3 - Ischnochiton magdalense Hinds. Coupe dans la coquille mettant en évidence la tegmentum et l'articulamentum. (x 40).

Fig. 4 - Isognomon semiaurita Linné, Guadeloupe. Coupe dans la coquille faisant voir la couche prismatique externe et la couche nacrée interne. Lumière polarisée. (x 120).

Fig. 5 - Patella vulgata Linné. Côtes françaises. Zone périphérique de la coquille montrant l'association de fibres calcitiques (texture lamellaire foliée), connue sous le nom de "mâcle" de la Patelle. Lumière polarisée. (x 40).

Fig. 6 - Janthina bicolor Menka. Alexandrie. Section transversale permettant de distinguer les deux couches principales. (x 270).

NOTA sur les planches 1 à 4 :

Nous donnons ici quelques photos caractéristiques prises au microscope polarisant (Ortholux-Pol et Leica), soit entre nicols parallèles (non spécifié dans les figures), soit entre nicols croisés (spécifié sous le vocable : lumière polarisée).

Les préparations microscopiques ont été effectuées par G. Rouget (UER Sciences de la Terre, Paris VI).

Clichés G. Termier.

1

couche prismatique

4

2

tegmentum

articulamentum

3

5

6



PLANCHE II

Fig. 1 - Section dans une coquille de Patella vulgata découvrant l'insertion "en doigt de gant" d'un des faisceaux musculaires de l'empreinte en fer à cheval. Ce myostracum est concrétionné (on voit des concrétions à l'intérieur et à l'extérieur du doigt de gant). (x 40).

Fig. 2 - Section dans une valve droite de Chlamys varia, montrant le test folié qui enclave un myostracum composé d'aragonite. (x 40).

Fig. 3 - Détail de la section précédente, dévoilant au sein du myostracum prismatique des restes de matière organique (probablement un faisceau musculaire). (x 120).

Fig. 4 - Strombus sp. Section dans la région de la spire, faisant apparaître sous la forme de gracieuses arabesques des replis calleux déposés entre les tours eux-mêmes par le débordement palléal caractéristique des coquilles ailées. Ces concrétions se forment au niveau de la gouttière pariétale. Lumière polarisée. (x 40).

Fig. 5 - Section dans la coquille de Xenophora sp.. On y remarque la présence d'un corps étranger (grain de sable) collé au cortex (la coquille est du type agglutinant). (x 120).

Fig. 6 - Section dans la coquille d'Ocenebra sp., montrant la distinction entre cortex et ostracum. (x 40).

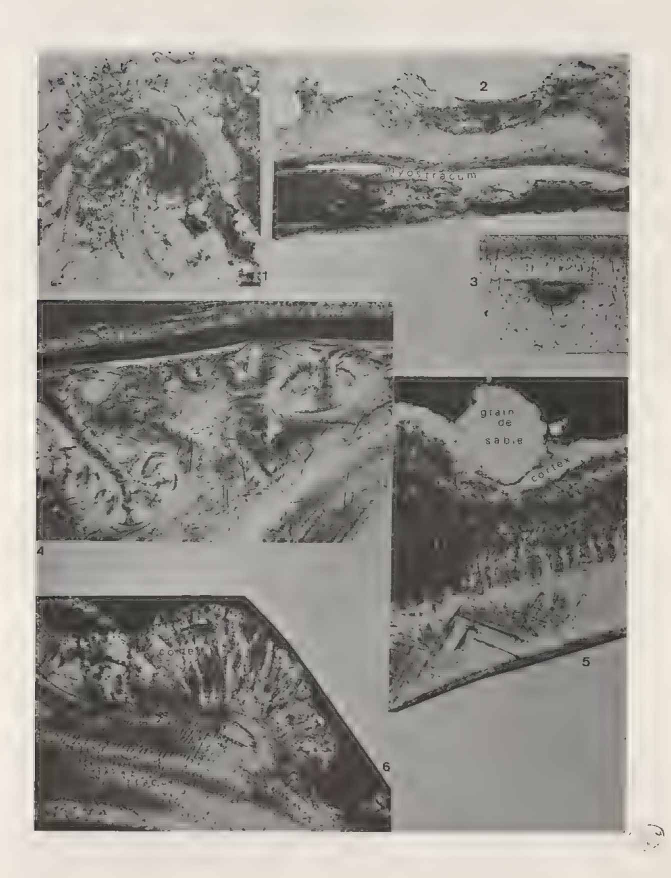

2
myostracum
1
3
4
grain
de
sable
cortex
5
cortex
6

PLANCHE III

Fig. 1 - Section transversale de la coquille aragonitique de Dentalium sexangulum Schröter. Pliocène d'Orvieto (Italie). (x 40).

Fig. 2 - Coupe dans la coquille de Monotis sp. du Trias supérieur de Nouvelle-Zélande, décelant le développement de la texture lamellaire foliée complexe. (x 120).

Fig. 3 - Coupe à travers la coquille de Lopha gregarea, de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer, offrant à la vue la texture alvéolaire. (x 40).

Fig. 4 et 5 - Coupe transversale dans Glycymeris pectiniformis Linné.
4 : vue de toutes les couches de la partie extérieure de la coquille. Remarquer les côtes (en sombre) qui restent noyées dans la couche externe dont la surface est lisse (sous le periostracum non visible sur la figure). (x 40).

Fig. 6 - Coupe dans Unio sp. On distingue en bas une couche nacrée et en haut une couche prismatique sous le periostracum non visible sur la figure. Mais il y a passage continu d'une couche à l'autre comme le montrent les lamelles d'accroissement que l'on suit d'une couche à l'autre.

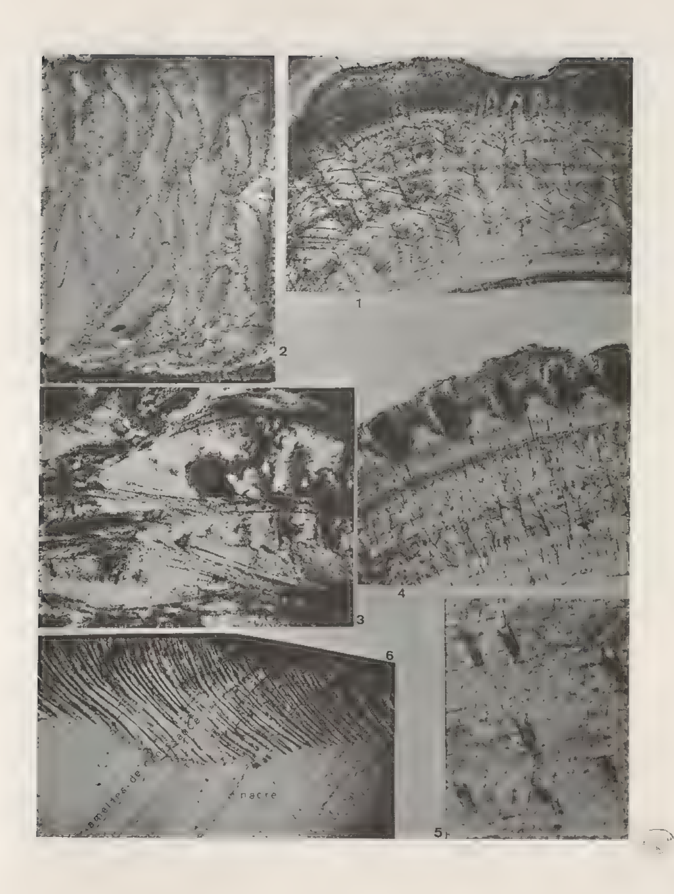

1
2
3
4
5
6
lamelles de croissance
nacre

PLANCHE IV

Fig. 1 - Section transversale dans la coquille (zone interne) du Vermet géant Dendropoma maximum (Sow.), Mururoa (récolte Salvat). On remarque le caractère répétitif des couches internes d'épaississement. Lumière polarisée. (x 120)

Fig. 2 - Crepidula fornicata L. Côte atlantique. Coupe longitudinale dans la coquille faisant ressortir la couche moyenne à texture en prismes couchés parallèlement à la surface. Lumière polarisée. (x 270)

Fig. 3 - Section longitudinale dans la coquille de Terebralia palustre (Bruguière), Madagascar, (montrant les couches à texture lamellaire croisée, coupées selon des angles différents. (x 270).

Fig. 4 - Section transversale dans la coquille de Campanile giganteum. Eocène de Damery. Remarquer les diverses couches lamellaires croisées. (x 50).

Fig. 5 et 6 - Section transversale dans le test d'Ancilla sp.

5 : Vue générale. (x 40).

6 : Détail de la couche de lamelles longitudinales présentant bien leur caractère fibreux, en lumière polarisée. (x 270).


3
4
6
1
5
2
couches



Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 121-132 (1972)

Compléments de rapport

sur la "Texture du test des mollusques fossiles et actuels"

par M. PETITJEAN*

I - Nature et composition des coquilles actuelles.

La nature calcaire des coquilles est connue depuis longtemps, mais le premier mémoire scientifique sur cette question semble être celui de Réaumur à l'Académie Royale des Sciences en 1709. Très tôt on s'est aperçu que ce calcaire était cristallisé et que deux formes minéralogiques étaient représentées, la calcite et l'aragonite, la seconde étant beaucoup plus fréquente que la première.

Les méthodes de différenciation entre les deux formes cristallines du calcaire ont été assez variées d'abord, les auteurs essayant, plus ou moins à tâtons, les différentes méthodes d'investigation physiques ou chimiques utilisées par ailleurs en minéralogie générale. Brewster (1814) employa les propriétés optiques, l'aragonite étant biaxe et la calcite uniaxe. Ceci lui permit de déterminer la nature aragonitique des nacres. De la Bêche (1834) distinguait les deux minéraux par leur différence de densité. Necker (1839) utilisa la différence de dureté entre les deux minéraux : les coquilles aragonitiques, plus dures, rayent un cristal de spath servant de témoin ; il montra par cette méthode que les gastéropodes terrestres et fluviatiles et de nombreux lamellibranches étaient aragonitiques. Leydolt (1856) employait les figures de corrosion, qui mettent en évidence le système cristallin. Rose (1858) fit une critique des méthodes employées auparavant et montra quelles précautions opératoires elles nécessitaient, en raison, d'une part, de l'anisotropie des minéraux, d'autre part, de la présence de conchyoline. Les figures de corrosion, quoique différentes suivant les faces de cristaux et surtout l'agent de corrosion, lui semblaient cependant la méthode la plus pertinente. Il put ainsi rectifier des erreurs de Necker et confirmer les conclusions de Leydolt. Meigen (1901-1905) trouva une méthode chimique de distinction entre aragonite et calcite, au moyen de la réaction que donne avec elles le nitrate de cobalt. De très nombreux auteurs utilisèrent ensuite cette technique. Malheureusement pour eux, Bray (1944) montra que le critère ne s'appliquait qu'aux minéraux purs et qu'il n'était pas valable pour les calcaires biologiques en raison des interférences dues, notamment, à la conchyoline et au magnésium.

En 1924, Shaxby, revenant aux méthodes physiques, vit qu'avec les rayons X, les diagrammes de Laüe étaient différents. Ensuite Tsutsumi (1928-29) montra que l'on pouvait utiliser pour la détermination la spécificité des diagrammes de Debye et Scherrer. Mayer (1931-32) fit une étude détaillée de ces diagrammes, portant sur vingt-six raies, dans les minéraux purs et dans leurs mélanges. Cette méthode d'étude des mélanges sera reprise plus tard, en particulier par Sabatier (1953),

---

* Laboratoire de physique des systèmes biologiques, Faculté des Sciences, 12, rue Cuvier, 75005 - Paris.

Chave (1954) et Lowenstam (1954). Les spectres Raman sont aussi utilisables ; ils l'ont été par les auteurs indiens, notamment Krishnamurti (1959, 1960).

Outre le carbonate de calcium et la conchyoline qui forment la presque totalité de la matière coquillière, on trouve d'autres éléments en quantités dosables, comme le magnésium et le strontium. Leurs concentrations semblent assez différentes suivant la composition minéralogique des coquilles étudiées, et l'hypothèse a été émise qu'ils pourraient même être des facteurs du déterminisme de la forme du calcaire.

En ce qui concerne le strontium, les méthodes de dosage employées ont d'abord été des méthodes chimiques pondérales. Comme elles nécessitaient beaucoup de matériel et étaient souvent inexactes, elles ont été supplantées à partir de 1926 par les diverses méthodes spectroscopiques (émission d'arc, émissions aux rayons X, émission de flamme). Depuis la dernière guerre mondiale se sont perfectionnées les méthodes de spectrophotométrie de flamme et, pour l'ultramicroanalyse, la radioactivation avec spectrométrie des rayonnements bêta et gamma. Enfin, l'ultramicroanalyse topographique ponctuelle est maintenant possible avec la sonde électronique de Castaing.

Noll (1933) ayant trouvé 0,04 % de Sr dans des coquilles calcitiques et 0,20 % dans les aragonitiques, en concluait que le taux de Sr pouvait être le déterminant de la forme minéralogique du calcaire. Mais d'autres auteurs pensaient qu'il en était plutôt la conséquence, la taille des mailles de l'aragonite et son isomorphisme avec la strontianite en facilitant l'accumulation.

Parmi les travaux récents, Odum (1951) a montré, par des élevages, que pour les gastéropodes fluviatiles, la teneur en Sr est proportionnelle à celle du milieu extérieur. Une étude ultérieure (1957) de sa part a montré cependant qu'elle était toujours très inférieure à celle des espèces terrestres et marines, quelle que soit la nature minéralogique de la coquille de celles-ci.

Krinsley (1960) a montré que, pour une même espèce, la teneur individuelle varie du simple au double, qu'il n'y a aucune différence significative entre espèces différentes et que la teneur en strontium n'est pas fonction de la teneur en aragonite, dans le cas des coquilles à cortex calcitique. Par exemple, des Olivella entièrement aragonitiques avaient une concentration en Sr intermédiaire entre celles de deux espèces pourvues d'un cortex calcitique, Fissurella et Tegula. Nelson (1961-62) montra que la teneur n'est même pas constante entre toutes les parties d'une coquille. Chez les Unionidae qu'il a étudiés, la concentration en Sr était liée à la structure des différentes couches, toutes aragonitiques pourtant. Il y a peu de Sr dans les couches déposées dans les premières années de la vie, beaucoup plus dans les dépôts faits par l'animal âgé. L'augmentation ne suit pas une courbe régulière d'accroissement mais devient brutale à un moment donné de la vie. Toutefois entre les différentes lamelles d'un même dépôt annuel, la variation peut être de 100 %.

Des analyses faites par M. Petitjean (1965) sur différents Muricidés, il ressort que le Sr et la nature minéralogique de la coquille ne sont pas liés. Certaines espèces entièrement aragonitiques ont une valeur moyenne - évaluée statistiquement sur un nombre important d'échantillons en raison des variations individuelles du Sr élevé. C'est le cas de Murex trunculus. Dans d'autres expèces (Murex brandaris) la teneur est identique à celle trouvée dans la partie calcitique des espèces à cortex (Nucella lapillus).

L'étude de la variation au sein des espèces a montré que :

- entre groupes d'individus appartenant à des populations différentes, la marge de variation par rapport à la moyenne était d'environ 30 % chez Murex trunculus, 20 % chez Nucella lapillus ;

- entre individus de même espèce et de même origine géographique, cette marge de variation était de 25 à 30 % chez Murex trunculus, 20 % chez Nucella lapillus et Murex brandaris ;

- entre les différents points d'un individu, cette marge de variation était de 10 à 30 % suivant l'individu considéré, chez Murex trunculus.

Le magnésium était signalé dans les coquilles d'huîtres dès 1814 (John) et de nombreuses analyses ont été faites ensuite, mais Turck (1933) semble être le premier auteur à avoir donné sa méthode d'analyse en même temps que ses résultats.

Chave (1954) utilisant la spectroscopie de fluorescence X, a constaté que l'ordre de grandeur de la concentration en magnésium est caractéristique de chaque groupe zoologique. Dans un groupe zoologique donné, il trouve des teneurs dix fois plus élevées dans la calcite que dans l'aragonite. Leutwein et Waskowiak, en 1962, ont confirmé ces résultats. La teneur en magnésium serait aussi assez constante au sein d'une coquille de nature minéralogique uniforme. Par contre, elle varierait beaucoup entre divers groupes taxonomiques de même nature minéralogique et vivant dans le même milieu : la variation est de 1 à 5 entre, respectivement, les Trochidae et les Buccinidae. Pour une espèce, la concentration varie beaucoup avec l'origine géographique. Waskowiak (1962) trouvait chez Nucella lapillus quatre fois moins de Mg en Méditerranée qu'à Héligoland. La recherche du Mg par spectrométrie d'absorption atomique par M. Petitjean (1965) confirmait ces résultats , elle donnait des teneurs en Mg quatre fois plus forte pour Nucella lapillus (calcitique) que pour Murex trunculus et Murex brandaris (aragonitiques). Chez Nucella lapillus, la teneur varie du simple au double entre les individus méditerranéens et ceux de Roscoff. Chez Murex trunculus, la très grande variabilité individuelle et entre les divers points d'un individu, oblitère toute variation d'ordre géographique.

Enfin, un effet spécifique semble se marquer, car les teneurs moyennes chez M. trunculus sont environ le double de celles de M. brandaris.

II - Texture des Muricidés.

La texture des coquilles des Gastéropodes a été étudiée dans toutes les familles, en particulier par Carpenter (1845, 1848) et par Bøggild (1930). Une étude détaillée, espèce par espèce , a été faite par M. Petitjean (1965) chez les Muricidés.

A la suite des travaux éparpillés précédents, on savait que Nucella lapillus, une espèce de Rapana et des Trophons possédaient une coquille constituée d'un cortex calcitique et d'un ostracum aragonitique. Beaucoup de Murex ont une coquille entièrement aragonitique, formée de trois couches principales ou plus. Les feuillets composant la plus externe de ces couches sont en général perpendiculaires aux lignes de croissance sauf chez les Trophons étudiés.

Dans son étude, Petitjean (loc. cit.) montre que, pour l'ensemble de la famille, la présence d'un cortex calcitique n'est pas rare. On en trouve un chez tous les Rapaninae, chez 40 % des Purpurinae et 20 % des Muricinae (Trophons inclus).

De plus, la présence ou l'absence d'un cortex se trouve chez toutes les espèces d'un même genre (ou sous-genre si l'on suit la classification de Wenz et ceci est appuyé par d'autres caractères morphologiques de différenciation (radula, par exemple).

Les deux caractères suivants apparaissent ensuite comme constants chez des groupes d'espèces homogènes, constituant en général des sous-genres déjà établis sur d'autres critères :

- l'orientation des feuillets formant les couches principales de l'ostracum par rapport aux lignes de croissance ;

- d'autre part, la forme de la ligne de jonction entre le cortex et l'ostracum, telle qu'elle apparaît sur les coupes transversales de la coquille.

L'épaisseur du cortex, par contre, semble un caractère assez variable, au moins dans certaines limites. Elle dépend en effet de l'interaction de facteurs internes (activité, nutrition, croissance continue ou discontinue) et de facteurs externes (période de croissance dans l'année, turbulence du milieu, etc.). Ce caractère ne peut donc être utilisé que pour différencier les genres et sous-genres où le cortex forme la presque totalité de la coquille (ex. : Nucella) de ceux où il n'occupe qu'une épaisseur assez faible (ex. : Thais).

A partir de ces critères combinés, on obtient pour l'ensemble de la famille les résultats suivants : tous les sous-genres de Rapaninae ont un cortex calcitique mais l'orientation des feuillets de la première couche de l'ostracum par rapport aux lignes de croissance oppose un groupe, constitué des espèces de Rapana et Neorapana (feuillets perpendiculaires aux lignes de croissance) à un autre groupe formé de celles de Chorus, Foveria et Xanthochorus (feuillets parallèles). De même, il y a opposition entre la forme ondée de la zone de la jonction cortex-ostracum dans les espèces des premiers genres et la forme "droite" de celle des trois autres genres.

Chez les Muricinae sensu stricto (non compris les Trophons), toutes les espèces de tous les sous-genres sont aragonitiques et ont les feuillets de la première couche perpendiculaires aux lignes de croissance, sauf les deux espèces étudiées du genre Aspella où ces feuillets leur sont parallèles.

Chez les Purpurinae (= Thaisinae = Drupinae), on trouve un cortex dans les genres et sous-genres suivants : Concholepas, Lepsiella, Thais sensu stricto, Stramonita, Cymia, Thaisella, Nucella sensu stricto, Acanthinus, Acanthinucella, Cerostoma sensu stricto, Ochichellus, Iaton, Crassilabrum, Maxwellia, Ocenellia. Ils s'opposent donc aux autres genres et sous-genres, entièrement aragonitiques : Drupa, Nassa (= Sopas), Vexilla, Purpura sensu stricto, Hanstrum, Mancinella, Pinaxia, Agnawia, Neothais, Urosalpinx, Vitularia, Ocinebrina.

Ceci confirme en particulier la séparation en genres distincts, déjà effectuée par Thiele et Wenz, des Thais et des Mancinella, les premières ayant un cortex, les autres non. Ceci est d'ailleurs encore renforcé par l'argument que l'on peut tirer de leur répartition géographique. Les Mancinella sont toutes de l'Indopacifique tropical, alors que les Thais sont surtout atlantiques avec quelques espèces pacifiques des côtes chiliennes et péruviennes.

Il en est de même pour la séparation entre Ocenebra et Ocinebrina, déjà proposée sur des critères morphologiques, notamment de tailles respectives.

Pour l'ensemble des espèces à cortex calcitique, l'étude de l'orientation des feuillets de la couche ostracale externe par rapport aux lignes de croissance, conjointement à celle de la forme de la zone de jonction cortico-ostracale, nous permettra d'autres clivages. Des arguments appuyant ces clivages pourront aussi être trouvés parfois dans l'importance relative du cortex.

Nous constatons ainsi que l'orientation des feuillets, perpendiculairement aux lignes de croissance, s'observe dans toutes les espèces de Thais s.s., de Thais (Thaisella) et Thais (Stramonita) - à l'exception de "Purpura chocolatum" , dans celles des Cerostoma, des Ocinebrellus, des Iaton et Maxwellia , dans les espèces grandes et moyennes d'Ocenebra. En même temps que ce caractère apparaît celui d'une jonction cortico-ostracale de forme ondée ou digitée, à l'exception des Ocinebrellus et Iaton - Maxwellia. De plus, dans ces cas, le cortex est assez peu développé et peut-être même réduit à un mince glaçage externe, en particulier chez toutes les Thais (ss. et sous-genres

subordonnés).

En opposition avec ce groupe de genres et de sous-genres, nous trouvons tout un groupe où les feuillets de la couche ostracale externe sont parallèles aux lignes de croissance. Il s'agit de Concholepas, Nucella s. str., Acanthina, Acanthinucella - à l'exception des deux espèces, par ailleurs très voisines, "Acanthina" lugubris et A. angelica -, chez les petites espèces américaines d'Ocenebra (ex. : O. lurida ; O. interfossa) et chez les Trochia. A l'exception de ces dernières, dans tous les groupes concernés, la jonction cortico-ostracale est "plate", parallèle à la surface interne de la coquille. De plus, dans tous ces groupes d'espèces également, l'importance du cortex est supérieure ou très supérieure à celle de l'ostracum.

La convergence simultanée de ces trois caractères nous permet donc des clivages qui paraissent justifiés entre les groupes d'espèces concernés. Le clivage le plus évident que l'on peut faire à partir de ces critères de structure de la coquille est entre les Thais et les Nucella. Et cette opinion sera confirmée aussi par l'étude de leurs répartitions géographiques. En effet, si leurs aires se chevauchent, notamment sur les côtes sud de l'Europe et en Méditerranée, il n'en apparaît pas moins que leurs conditions de vie à l'optimum de leur zone sont très différentes. Les Thais vivent dans l'Atlantique central, ne remontant pas au-delà du golfe de Gascogne, alors que les Nucella y sont à la limite sud de leur extension et prolifèrent surtout, tant en nombre d'individus qu'en nombre d'espèces, dans l'Atlantique et le Pacifique Nord ou - pour le sous-genre Acanthina - le long des côtes chiliennes parcourues par un courant froid. Par ailleurs, d'autres différences morphologiques apparaissent entre ces groupes d'espèces, celles rattachées à Nucella ayant une spire élevée, alors que chez la moitié des Thais elle est plutôt déprimée. Par ailleurs des différences anatomiques, en particulier dans la radula, apparaissent aussi dans les deux groupes. Cette convergence d'arguments de tous ordres - dont les éléments structuraux sont cependant les plus fondés et les plus tranchés - nous a permis de confirmer le bien-fondé d'une disjonction systématique de ces deux groupes (M. Petitjean, 1965).

Nous avons fait ci-dessus mention de quelques "exceptions". En réalité, en se basant par ailleurs sur un certain nombre de caractères déjà étudiés par les auteurs plus anciens, nous avons pu montrer que dans chacun des cas considérés, l'espèce considérée avait été mal placée systématiquement, mais ce n'est pas ici le lieu de rentrer dans ces discussions de détail. L'étude des cas particuliers une fois réglée, ne fait que confirmer les conclusions établies ci-dessus.

Dans le cas des Trophons, souvent inclus dans les Muricinae typiques, nous devons constater une différence fondamentale avec le reste de la famille : qu'elles possèdent ou non un cortex, quasiment toutes les espèces ont les feuillets de leur couche ostracale externe parallèles aux lignes de croissance. De plus, l'ostracum n'a, dans presque tous les cas, que deux couches. Ceci place les Trophons tout à fait à part dans la famille des Muricidés. Toutefois une discussion détaillée de ce groupe sortirait du cadre de ce rapport.

En conclusion, nous dirons qu'on trouve dans cette famille une structure de la coquille extrêmement variée, mais directement liée aux divisions zoologiques du groupe. Une série de caractères structuraux y présentent des convergences marquées. Par ailleurs, les Muricidae entièrement aragonitiques possèdent dans l'ensemble une structure coquillière semblable à celle des autres familles de Prosobranches supérieurs : l'ostracum est formé de trois couches principales. Ces couches sont formées de feuillets verticaux placés de champ, perpendiculaires entre eux d'une couche à l'autre et, en général, perpendiculaires aux lignes d'accroissement dans la couche externe. Ces feuillets eux-mêmes sont formés d'éléments plus fins, parallélépipédiques, obliques par rapport à la surface externe de la coquille, mais sous des angles opposés dans les feuillets successifs d'une même couche. De sorte que l'observation optique par transparence de ces feuillets superposés montre, quand c'est leur

face qui est apparente, un aspect caractéristique "grillagé". Ces éléments parallélépipédiques obliques des feuillets ne semblent pas s'interrompre à la partie interne de chaque couche mais, après avoir subi une torsion se prolonger dans les feuillets de la couche la plus interne. Kessel admettait même que c'était les mêmes pièces qui subissaient une seconde torsion pour passer dans la troisième couche, la plus interne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(communes aux deux rapports)

APPELOF A., 1893. - Die Schallen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachstum. Kongl. Svenska Vetensk. Ak. Handl., 25, 7.

BARKER R.M., 1964. - Microtextural variation in Pelecypod shells. Malacologia, 2, p. 69-86.

BEVERLANDER et NAKAHARA., 1970-71. - Calcified tissues Research.

BØGGILD O.B., 1931. - The shell structure of the Mollusks. Mus. Min. et Géol. Univ. Copenhague, Pal. 31.

CHAVAN A., 1943. - Observation sur la structure des côtes et sur les impressions musculaires des Glycymeris. C.R.S.S.G.F., 9, p. 90-91.

CRAIG G.Y. et HALLAM A., 1963. - Size frequency and growth-ring analyses of Mytilus edulis and Cardium edule, and their palaeoecological significance. Palaeontology, 6, 4, p.731 - 750.

DELPEY G., 1947. - Symbiose d'une Nérinée et d'un Hydrozoaire. B.S.G.F., 5, 7, p. 353-358.

1939. - Notes sur l'évolution des coquilles ailées. Journ. Conchyol., 83, p. 85-103.

1941. - Gastéropodes marins. Mém. Soc. Géol. Fr., NS, 19, 43.

DENIS A., 1972. - Essai sur la microstructure du test de Lamellibranches. Trav. Lab. Pal. Orsay.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1961. - Journ. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, p. 319 et 365.

DODD J.R., 1966. - The influence of salinity on Mollusk shell mineralogy : a discussion. Journ. Geol., 74, 1, p. 85-89.

DOUVILLE H., 1936. - I : Le test des Lamellibranches : sa formation dans l'"Ostrea edulis". - II : Le test des Ostréidés du groupe de l'"Ostrea cochlear" (genre Pycnodonta F. de W.) et le test des Rudistes. C.R. Ac. Sc., p. 965-1117.

DRACH P., 1953. - Divers types de croissance des Gastéropodes Prosobranches. Proc. XIV Int. Congr. Zool. Copenhague, p. 442-443.

ERBEN H.K., FLAJS G. et SIEHL A., 1968. - Uber die Schalenstruktur von Monoplacophoren. Ak. Wiss. und Litt., Math. Naturwiss. Kl., 1, p. 1-24.

FARROW G.E., 1971. - Periodicity structures in the bivalve shell : experiments to establish growth

controls in Cerastoderma edule from the Thames estuary. Palaeontology, 14, 4, p. 571-588.

1972. - Periodicity structures in the bivalve shell : analysis of stunting in Cerastoderma edule from the Burry Inlet (South Wales). Ibid., 15, 1, p. 61-72.

GRANDJEAN J., GREGOIRE Ch., et LUTTS A., 1964. - On the mineral components and the remnants of organic structures in shell of fossil molluscs. Bull. Acad. roy. Belgique, 5, 50.

GREGOIRE Ch., 1957. - Topography of the organic components in mother-of-pearl. Journ. Biophys., Biochem., Cytol., 3, 5.

1958. - Structure et topographie, étudiée au microscope électronique, des constituants organiques de la nacre chez 24 espèces (10 familles) de Gastéropodes et de Pélécypodes. Arch. Int. Physiol. Bioch., 66 (4).

1959. - A study on the remains of organic components in fossil mother-of-pearl. Bull. Int. roy. Sc. Nat. Belgique, 31 (13).

1960. - Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods. I. Ibid., 36, 23.

1961. - Sur la structure de la nacre septale des Spirulidae, étudiée au microscope électronique. Arch. Int. Phys. Biochim., 69, 3.

1962. - On submicroscopic structure of the Nautilus shell. Bull. Inst. roy. Sci. Nat. Belgique, 38, 49.

1966. - On organic remains in shells of Palaeozoic and Mesozoic Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids). Ibid. 42, 39.

1967. - Sur la structure des matières organiques des coquilles de Mollusques. Biol. Rev., 42.

1967. - Experimental diagenesis of the Nautilus shell. Adv. in Org. Geochem. Proc. 3rd Int. Congr., p. 429-441.

1968. - Experimental alteration of the Nautilus shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Bull. Int. roy. Sci. Nat. Belgique, 44, 25.

GREGOIRE Ch., DUCHATEAU G., et FLORKIN M., 1949. - Examen au microscope électronique de la pellicule prénacrée et de la nacre décalcifiée de l'anodonte. Arch. Int. Physiol., 57, 1.

1950. - Structure, étudiée au microscope électronique, des nacres décalcifiées de mollusques. Ibid., 58, 1.

1955. - La trame protidique des nacres et des perles. Ann. Inst. Océano., 31.

GREGOIRE Ch. et TEICHERT C., 1965. - Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of Pennsylvanian Cephalopods, Oklahoma. Okl. Geol. Notes, 25.

GREGOIRE Ch., et VOSS-FOUCART M.F., 1970. - Proteins in shell of fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids) and experimental simulation of their alterations. Arch. Int. Physiol. et Bioch., 78, 2.

HOUSE M.R., et FARROW G.E., 1968. - Daily growth banding in the shell of the cockle Cardium edule. Nature, 219, p. 1384-1386.

HUDSON J.D., 1968. - The microstructure and mineralogy of the shell of a Jurassic Mytilid (Bivalvia). Palaeontology, 11, 2, p. 163-182.

HUDSON J.D., et PALFRAMAN D.F.B., 1969. - The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire. Q.J. Geol. Soc. London, 124, p. 387-418.

KENNEDY W.J., et al., 1970. - Shell structure, mineralogy and relationships of the Chamacea. Palaeontology, 13, 3, p. 379-413.

KESSEL E., 1933. - Zeitschr. f. Morphol. Oekol. Tiere, 27, 1, p. 129-198.

KOBAYASHI I., 1964. - Studies on shell formation. A study ot the proteins of the extrapallial fluid in some Molluscan species. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, 126, p. 414-422.

1964. - Microscopical observations on the shell structure of Bivalvia. I. Barbatia obtusoides (Nyst.). Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, C, 8, 82, p. 295-301.

LANG J., et LUCAS G., 1971. - Contribution à l'étude de la microstructure du test de quelques Gastéropodes d'eau douce. Ann. Pal., LVII, p. 67-71.

LE GALL P., 1970. - Méthode d'étude des stries de croissance de Mytilus edulis. I. Mise en évidence du rythme et des modalités de leur formation. C.R. Ac. Sc., 270, p. 509-511.

LEUTWEIN F., et WASKOWIAK R., 1962. - Geochemische Untersuchungen an rezenten marinen Mol muskenschalen. N. Jb. Miner. Abh., 99, 1, p. 45-78.

LEUTWEIN F., 1963. - Contribution à la connaissance de la distribution des oligoéléments dans les coquilles actuelles. Sciences de la Terre, IX, 1, p. 61-70.

LOWENSTAM H., 1954. - Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 40, p. 39-48.

1954. - Factors affecting the calcite-aragonite ratios in carbonate secreting marine organisms. Journ. of Geol., 62, p. 294-322.

LUCAS G., 1952. - Etude microscopique et pétrographique de la coquille des Lamellibranches. Traité de Paléontologie, II p. 246-260.

MAC CLINTOCK C., 1967. - Shell structure of Patelloid and Bellerophontoid Gastropods (Mollusca). Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ., Bull. 22.

MUTVEI H., 1969. - On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil Molluscs. Acta Univer. Stockholm, Geol. XX, 1.

NEWELL N., 1937. - Late Palaeozoic Pelecypoda - Pectinacea. Mem. Univ. Kansas 22.

OBERLING J.J., 1955. - Shell structure of West American Pelecypoda. Washington Acad. Sci. Journ. 45, 4, p. 128-130.

1964. - Observations on some structural features of the Pelecypod shell. Naturf. Gesell. Bern. Mitt., NS, 20, 63 p.

OMORI M., KOBAYASHI I., et SHIBATA M., 1962. - Preliminary report on the shell structure of Glycymeris vestita (Dunker) with special reference to the newly found structural patterns like to "punctum" in the shell of the Brachiopoda. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sci. Rep., C, Geol., Min. et Geogr. 8, 77, p. 197-202.

OMORI M. et KOBAYASHI I., 1963. - On the micro-canals structures found in the shell of Arca navicularis Bruguière et Spondylus barbatus Reeve. Venus, Jap. Journ. Malac., 22, p. 274-280.

PANELLA G., et MAC CLINTOCK C., 1968. - Biological and environmental rythm reflected in the molluscan shell growth. Pal. Soc. Mem., 2, p. 64-79.

PANELLA G., MAC CLINTOCK C., et THOMPSON M.N., 1968. - Paleontological evidence of variations in length of synodic month since late Cambrian. Science, 162, p. 792-796.

PETITJEAN M., 1965. - Structures microscopiques, nature minéralogique et composition chimique de la coquille des Muricidés (Gastéropodes Prosobranches). Importance systématique de ces caractères. Thèse, Paris.

RANSON G., 1952. - Les Huîtres et le calcaire. Calcaire et substratum organique chez les Mollusques et quelques autres Invertébrés marins. C.R. Ac. Sc., 234, p. 1485-1487.

1962. - Le problème du calcaire chez les Mollusques. Ibid. 254, p. 933-935.

1963. - Les Huîtres et le calcaire. Ibid. 257, p. 3229-3230.

RANSON G., 1966. - Substratum organique et matrice organique des prismes de la couche prismatique de certains Mollusques Lamellibranches. Ibid. 262, p. 1280-1282.

1969. - Le substratum protéique des formations calcaires des Mollusques lamellibranches. Ibid., 269, p. 1539-1540.

RHOADS D.C., et PANELLA G., 1970. - The use of the Molluscan shell growth patterns in ecology and palaeoecology. Lethaia, 3, 2, p. 143-161.

RICHARD A., 1967. - Influence de la température et de la nutrition sur la forme et la striation de la coquille de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). C.R.S.S. Biologie, 161, 3, p. 620.

RUDWICK M.J.S. 1965. - Sensory spines in the Jurassic Brachiopod Acanthothiris. Palaeontology, 8, p. 604-617.

SABATIER G. - Sur quelques types d'architecture cristalline des coquilles de mollusques. Bull. Soc. Fr. Minér. et Cristallogr. :
I. La nacre de calcite. 1952 - 75 (10-12), p. 497-499.

II. La "mâcle" des coquilles des Patelles. 1953 - 76 (1-3), p. 59-62.
III. Texture et biréfringence de la nacre. 1953 - 76 (4-6), p. 189-192.

SCHMIDT W.J., 1924. - Die Bausteine des Tierkorpers in polarisiertem Licht. 528 p., Bonn.

1959. - Bemerkungen zur Schalenstruktur von Neopilina galathaea. Galathea Report, 3, p. 73-77.

SENIOR J.R., 1971. - Wrinckled-layer structures in Jurassic Ammonites. Palaeontology, 14, 1, p. 107-113.

STEHLI F.G., 1956. - Shell mineralogy in paleozoic Invertebrates. Science, 123, 3206, p. 1031-1032.

STENZEL H.B., 1964. - Living Nautilus. Treat. Invert. Pal., p. 59-93.

SWAMY R., 1935. - Proc. Indian Acad. Sci., sect. 1, 1, p. 871. -

1936. - Ibid., 11, p. 345.

SAWN E.F., 1952. - The growth of the clam Mya arenaria as affected by the substratum. Ecology, 33, p. 530-534.

TAYLOR J.D., KENNEDY W.J., et HALL A., 1969. - The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea. Trigoniacea. Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Zool. suppl. 3, p. 1-125.

TAYLOR J.D., et LAYMAN M., 1972. - The mechanical properties of Bivalve (Mollusca) shell structures. Palaeontology, 15, 1, p. 73-87.

TERMIER H., et TERMIER G., 1966. - Comportement de certains Brachiopodes Collolophoides d'après l'étude de leur kinésome. B.S.G.F., 7, VIII, p. 608-614.

TERMIER H., et TERMIER G., 1972. - Identification de fragments de coquilles de Mollusques dans les sédiments paléozoïques et triasiques. Haliotis II (2) (sous presse).

TIMMERMANS L.P.M., 1969. - Studies on shell formation in Molluscs. Netherlands Journ. Zool., 19, 4, p. 417-523.

VOSS-FOUCART M.F., et GREGOIRE Ch., 1971. - Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids). Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., 47, 41.

WADA K., 1961. - Crystal growth of molluscan shells. Bull. Nat. Pearl Res. Lab. 7.

1963. - On the spiral growth of the inner surface of the calcitic shell, Anomia lischkei. I. Jap. Soc. Fisch. Bull., 29, p. 320-324. Ostrea gigas. II. Ibid., p. 447-451.

WATABE N., 1963. - Decalcification of thin sections for electrom microscope studies of crystal-matrix relationships in Mollusc shells. Journ. Cell. Biol., vol. 18, 1.

1965. - Studies on shell formation. 11. Crystal-matrix relationships in the inner layers

of Mollusk shells. J. Ultrastruct. Res., 12, 1-2, p. 351-370.

WATABE N., SHARP D.G., et WILBUR K.M., 1958. - Studies on shell formation. 8. Electron microscopy of crystal growth of the nacreous layer of the oyster Crassostrea virginica. Journ. Biophy. and Biochem. Cytology, 4, p. 281-286.

WATABE N., et WILBUR K.M., 1961. - Studies on shell formation. 9. An electron microscope study on crystal layer formation in the oyster. Journ. Biophy. and Biochem. Cytology, 9, p. 761-771.

WILBUR K.M., 1960. - Shell structure and mineralization in molluscs. In R.F. Sognnaes, Calcification in biological systems. Ame. Ass. Adv. Sci. Pub., 64, p. 15-40.

WILBUR K.M. et YONGE C.M., 1964. - Physiology of Mollusca.

WISE S.W., 1971. - Shell ultrastructure of the Taxodont Pelecypod Anadara mutabilis (Roding). Eclog. Geol. Helv., 64, 1, p. 1-12.

YONGE C.M., 1947. - The pallial organs in the Aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. Roy. Soc. London Phil. Trans. B, Biol. Sc., 591, 232, p. 443-518.

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 133-165 (1972)

SCLEROTISATION ET MINERALISATION
DES STRUCTURES SQUELETTIQUES CHEZ LES MOLLUSQUES

par J. VOVELLE *

RESUME :

Cette revue bibliographique considère une partie des problèmes soulevés par certaines structures squelettiques secrétées par les Mollusques. La comparaison des dents radulaires, du byssus des Lamellibranches, de l'Opercule des Prosobranches et de la coquille elle-même dégage les points communs à ces formations d'origine épithéliale. Sur le plan histologique, les revêtements "cuticulaires" épaissis sont confrontés aux sécrétions plus typiques provenant de bouquets de cellules enfouies en position infrabasale (byssus ou certains periostracums). Sur le plan histochimique la généralité d'un tannage quinonique de la fraction protéique est opposée à la diversité des composantes associées (chitine, collagène, fraction minérale).

SUMMARY :

This bibliographical survey treats about the problems brought forth by some squelettal structures secreted by the Molluscs. The comparison between the radular teeth, the byssus of the Lamellibranchia the operculum of the Prosobranchia and the shell itself, emphazizes the points common to these formations corresponding to an epithelial origin.

From the histological point of view, the strenghened "cuticular" coats are compared to the more typical secretions coming from clusters of cells sunken in the connective tissue (byssus or some periostracums).

From the histochemical point of view, the generality of a quinonic tanning of the proteic fraction is opposed to the variety of the associated components (chitin, collagen, mineral fraction).

° °
°

A . INTRODUCTION

Les parties dures de Mollusques, à l'exclusion des dispositifs cartilagineux qui ne s'intègrent pas dans notre propos actuel, sont des formations superficielles, adhérentes à un épithélium qui les élabore au niveau de territoires spécialisés.

Si la composante minérale calcaire de la coquille s'impose à l'évidence, les sécrétions organiques qui lui sont associées : periostracum et matrice organique, se sont contentées d'abord

* Histologie et Cytologie des Invertébrés marins. Université de Paris 6, Bat. A, 3ème ét., 7, quai Saint-Bernard, 75 - PARIS Vème.

du terme descriptif et ambigu de conchioline. Dans un article important, "Some structural proteins of Mytilus edulis", C.H. Brown en 1952 appliquait le système d'interprétation du "tannage quinonique" proposé par Pryor et ses émules dix ans auparavant pour les Arthropodes, au monde des Mollusques, et devait même envisager d'en faire le dénominateur commun des Invertébrés, face aux Vertébrés kératinisés. Il s'agissait dans son premier exemple du periostracum et du byssus ; à la même époque la radula était chitineuse sans nuance, même si le doute commençait à poindre à propos de l'opercule "chitineux" des Prosobranches. En vingt ans, les nouvelles clés de l'histochimie ont permis des rapprochements entre ces diverses structures et fourni des diagnostics mieux argumentés. Entre matière minérale, scléroprotéine, chitine ou même "collagène sécrété", des rapports existent qui ne sont pas seulement topographiques mais dont la plupart restent encore à définir. Les pièces squelettiques une fois mieux connues dans leur nature chimique, les territoires qui les élaborent donnent à l'épithélium de revêtement des Mollusques une géographie très variée, et la cellule tégumentaire qui s'enfonce parfois pour former un massif glandulaire, se recouvre plus souvent d'une sécrétion qu'on dirait cuticulaire, ou bien laisse deviner son rôle dans le "transport actif" des éléments minéraux.

Si nous écartons de notre propos le cas marginal des "constructions extérieures" suivant le terme de S.C. Brown et Mc Gee Russel (par exemple les coques ovigères qui ont pourtant fait l'objet de récentes études ultrastructurales... (1)), c'est de façon exemplaire la coquille, la radula, le byssus et l'opercule qui peuvent nous retenir. A travers ces pièces squelettiques, le problème de la responsabilité de l'épithélium dans leur élaboration est posé. Un tel abord histochimique, qui tient d'abord compte des structures cellulaires, est actuellement inévitablement limité et imparfait : peut-être peut-il servir de point de repère pour des études biochimiques et physiologiques plus poussées.

I - LA RADULA.

1. Bases morphologiques.

a. Premières données.

La formation et la structure de la Radula ont fait l'objet d'interprétations et de controverses passionnées. Dans les traités les plus récents, Hyman (1967) se tient à une expectative prudente qui rapporte la succession de données inconciliables, Fretter et Graham (1962) se risquent en désespoir de cause à une comparaison avec les soies des Annélides, Franc se rallie à l'interprétation d'Hoffman (1932) qui semble actuellement la plus plausible. Réservoir de rangées de dents successives, pour Troschel (1856), la radula est secrétée pour Kölliker (1857) par l'épithélium supérieur de la gaine pour les dents, et par l'épithélium inférieur pour le ruban. Trinchese (1878), Rücker (1883) reconnaissent des grosses cellules au fond de la gaine, que Rössler (1885), qui les décrit chez les Gastéropodes Prosobranches, Opisthobranches et Pulmonés, et chez Octopus, baptise définitivement odontoblastes.

b. Les odontoblastes.

Ces rangées de cellules reconnues à l'origine des dents ont été bien décrites dans la fiversité de leur agencement microscopique et de leur cytologie optique notamment par Gabe et Pre-

---

(1) Tamarin A. et Carriker M.R., 1967.- The egg capsule of the Muricid Gastropod Urosalpinx cinerea : an integrated study of the wall by ordinary light, polarized light and electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 21, (1-2), p. 26-40 .
- Flower N.E., Geddes A.J., Rudall K.M., 1969.- Ultrastructure of the fibrous protein from the egg capsules of the Whelk Buccinum undatum. J. Ultrastruct. Res. 26, p. 262-273.

nant (1950-51-52). Ce sont des cellules glandulaires dont le produit de sécrétion n'a pas toujours de forme figurée mais peut apparaître en grains APS + (tout comme la première dent). Pour certains auteurs (Trinchese 1878 ; Rücker, 1883 ; Bloch, 1896 ; Rottmann, 1901 ; Schnabel, 1903 ; Sollas, 1907 ; Pruvot-Fol, 1926) la "chitinisation" ou "cuticularisation" superficielle des odontoblastes entraîne leur renouvellement périodique. D'autres (Rössler, 1885 ; Beck, 1912 ; Prenant, 1926) admettent la sécrétion d'une substance fondamentale qui diffuserait hors des odontoblastes, éléments permanents. Pour certains tenants de la sécrétion, les odontoblastes épuisés par l'élaboration d'une rangée gagnent l'épithélium inférieur, pour les autres (Rössler, Beck, Spek, Prenant, Gabe et Prenant), leur permanence apparaît dans la disposition notamment des foyers mitotiques. Le cheminement de la radula apparaît alors comme un phénomène de croissance solidaire avec les deux épithéliums supérieur et inférieur. L'usure des dents dans la partie antérieure buccale a été envisagée dans sa rapidité par des comptages (Carriker, 1943), cautérisation ou emploi d'éléments marqués (Runham, 1962-63).

L'intervention de l'épithélium supérieur qui envoie entre les dents des franges qui en épousent les contours a été diversement appréciée. Rottmann et Schnabel ne les impliquent pas dans la genèse de la dent, Rössler y voit l'origine d'une sorte d'émail, pour Beck et Hoffmann leur sécrétion réalise une imprégnation. Si la plupart des auteurs mettent l'épithélium supérieur en cause dans la maturation et le durcissement des dents, ce sont les travaux de Prenant, puis de Gabe et Prenant qui en donnent une première démonstration histochimique. L'épithélium inférieur est à l'origine de la membrane sous radulaire (membrane élastique d'Amaudrut, 1898) sécrétion cuticulaire, "chitine subradulaire" (Carriker) qui épaissit la membrane radulaire et dans certains cas contribue à son imprégnation.

Dans l'interprétation des phénomènes chimiques, on retrouve des arguments à l'appui de l'opinion prépondérante qui fait de l'odontoblaste l'élaborateur de la matière dentaire et prête à l'épithélium supérieur une fonction secrétoire complémentaire localisée.

2 . Données sur la composition chimique.
(cf. Revue historique dans Sollas, 1907, et surtout mise au point de Ducros, 1966).

Les anciens auteurs pensaient que les dents étaient siliceuses. Leuckart (1852) démontre le premier chez les Gastéropodes et les Céphalopodes la nature chitineuse de la radula. Trotsche, (1856-1863) reconnaît la chitine comme le constituant principal mais dénonce la composante minérale : calcium, phosphore et fer présents dans l'"émail" (avec une autre substance organique additionnelle) et dégage à côté des Chitonidés avec oxyde de fer le cas des Docoglosses où le fer intervient mais surtout où la silice est importante (chez Acmea p. ex. la radula est à peu près entièrement siliceuse). Ces données trouvent leur prolongement dans celles de Jones, Mc Cance, et Shackelton (1935) sur la radula de la Patelle (dosages de fer et de silice).

a. Composante minérale et chitine.

D'autres contrôles de la nature chitineuse primordiale de la radula chez diverses espèces sont dûs à Spelter (1928), Bright (1958), mais la confirmation de Spek (1921) comporte une donnée supplémentaire. Un constituant protéique est détecté par l'emploi des tests classiques (xanthoprotéique, Biuret, Millon), il imprègne progressivement la pointe et la région basale des dents à partir de sécrétions de l'épithélium supérieur, pour expliquer les variations de colorabilité de divers niveaux du ruban radulaire.

Cette dynamique de l'imprégnation et du durcissement des dents radulaires, Prenant (1924) puis Gabe et Prenant (1948 à 1958) en font une étude systématique et exhaustive, concernant principalement les matières minérales. A côté des polysaccharides (glycogène et composés "mucoïdes", glucides "Hotchkiss +", du RNA indicateur des processus de synthèse, c'est surtout la recherche

du fer et du calcium (par les méthodes aux métaux lourds) qui les retiennent, ainsi que l'activité phosphatasique. Très généralement, c'est à partir du niveau de minéralisation qu'apparaissent les modifications des réactions histochimiques des dents. Dans le détail, la substance minéralisante se répartit diversement : au fer des Polyplacophores ou des Diotocardes se substitue le calcium chez le Dentale, l'escargot ou chez les Hétéropodes par exemple. L'épithélium supérieur est en général responsable de son élaboration (sauf chez les Hétéropodes ou l'épithélium inférieur participe largement). Le fer y apparaît sous forme d'inclusions ferrifères au pôle apical des cellules sécrétrices. Par contre, malgré quelques descriptions particulières, d'après Gabe "la minéralisation assurée par du calcium se fait sans dépôt de ce métal sous une forme figurée au sein des cellules".. Est-ce une indication indirecte ? Chez l'Escargot, la localisation la plus intéressante de la phosphatase alcaline "coïncide avec le début de la minéralisation des dents".

b. Nouvelles approches du problème de la chitine.

Dans sa prospection générale de la chitine dans le règne animal, basée sur le recours à une "chitinase spécifique", Jeuniaux ne manque pas d'identifier la substance, précisément au niveau de la "cuticule basale" d'Aplysia. Runham (1960, 61, 62) utilise le matériel radulaire (Patelle) pour donner de nouvelles bases à son étude histochimique de la chitine. Mais la réaction APS + des jeunes dents, parmi d'autres réactions des polysaccharides, est insuffisamment spécifique et ne peut s'étayer que sur des données complémentaires de chromatographie, de diffraction aux rayons X, outre le recours aux tests microchimiques anciens (Campbell). La disparition de cette réactivité particulière à l'APS correspond au niveau d'apparition de composés réducteurs argentaffines.

c. Le tannage quinonique.

L'hypothèse d'un tannage quinonique émise par Runham manque encore pour être complète de la démonstration d'une activité polyphénol-oxydasique dans la gaine radulaire, mais elle sous-entend déjà la liaison directe de radicaux protéiques et de la chitine.

Le tannage quinonique se trouve confirmé par une interprétation particulière de Ducros (1967), qui recourt à des techniques complémentaires pour caractériser ses composantes (Réaction chromaffine, recherche des peroxydases) aussi bien au niveau des dents que de l'épithélium (chez Helix et Pomatias elegans). Il apparaît que la matrice glycoprotidique initiale des dents subit des modi-

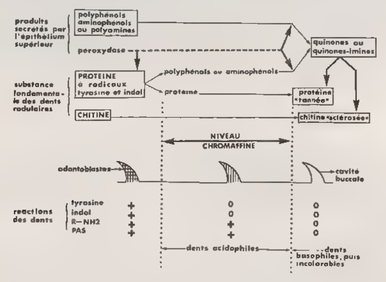


Fig. 1 - Interprétation du tannage quinonique au niveau des dents radulaires. (Ducros, 1967).

fications aux deux niveaux délimitant la région "de minéralisation" classique. Au début, alors que les radicaux tyrosine et tryptophane disparaissent, des substances chromaffines se manifestent. A la fin, les réactions APS + et chromaffine s'atténuent, marquant l'achèvement d'un tannage de la protéine des dents par les quinones provenant de l'oxydation de ses chaînes latérales indoliques (autotannage) et des aminophénols et polyphénols sécrétés par l'épithélium supérieur. Il y a liaison des molécules de protéine et de chitine par l'intermédiaire des quinones. L'intense activité peroxydasique qui caractérise tout l'épithélium de la gaine serait responsable de l'oxydation progressive des composés aromatiques. Le schéma du tannage quinonique est également applicable au Calmar (Ducros, 1967) et concerne aussi le bec de perroquet.

Quels sont les rapports de cette "imprégnation" de la matrice chitineuse des dents, renforcées dans leur région corticale par l'apport des cellules de l'épithélium supérieur, avec l'imprégnation parallèle par des substances minérales au même niveau du ruban radulaire ? S'agit-il (suivant Ducros) d'une sorte de formation de laques ? Une étude au microscope électronique de la structure des dents du Chiton (Toxe et Lowenstam, 1967) révèle l'agencement dans les mailles d'un réseau fibreux d'un matériel ferrique qui se transforme en magnétite. La réduction corrélative pourrait être mise en rapport (d'après Ducros) avec la disparition au même niveau des composés réducteurs argentaffines décrits par Runham (1963) chez un autre chiton.

II - LE BYSSUS DES LAMELLIBRANCHES.

1. Données morphologiques.

Objet d'un intérêt fort ancien, le byssus notamment de la Moule est interprété comme une formation d'origine glandulaire par Réaumur (1711), hypothèse qui se confirmera malgré diverses contradictions (Voir Pujol, 1971). A la fin du XIXè siècle, lorsque des auteurs comme Pelseneer (1891) et Boutan (1895) en systématisent la diversité, d'autres comme Carrière (1879) et Barrois (1885) en précisent la morphologie par l'anatomie comparée. Barrois qui voudrait y voir l'homologue des glandes pédieuses des Gastéropodes définit bien le byssus comme un "organe de fixation sécrété par un appareil glandulaire complexe situé à la face inférieure du pied et formé aux dépens d'une invagination de l'ectoderme". Chez Mytilus, Tullberg dès 1877 décrit histologiquement autour du "sillon postérieur" la glande "blanche" et la grande "pourpre" (couleurs correspondant à l'animal formolé). Après Carrière (1879), Turchini et Broussy (1934) vont revenir sur la distinction : pour eux la glande pourpre correspond à une étape du développement de la blanche.

2. Données sur la composition chimique.

a. Premières hypothèses.

Schlossberger (1858) et Krukenberg (1882), par des analyses élémentaires du byssus de Mytilus proposent son identité avec la conchioline définie par Frémy (1855). Abdelhalden (1908) donne une première appréciation des aminoacides qui le composent. Fauré-Frémiet et Boudony (1938) reprennent ces analyses pour l'azote et le soufre, et la proportion de 0,76 % de soufre leur permet de poser le diagnostic de la kératine. Cette "kératine sécrétée" soumise aussitôt à l'étude par diffraction aux rayons X par Fauré-Frémiet et Champetier va fournir des images caractéristiques du collagène.

b. Le tannage quinonique.

Cinq ans après le travail de Pryor sur la Blatte, Pyefinch (1945) identifie histochimiquement par la réaction argentaffine un composé phénolique dans la glande "pourpre" de Mytilus.

Brown (1950, 1952) dans un article capital sur le même matériel va reconnaître les éléments du tannage. Des considérations biochimiques préalables lui indiquent que les composés soufrés, et partant les ponts disulfure, ont un rôle infime. Des tests convergents (réactions argentaffine, au chlorure ferrique, diazoréaction) affirment la présence d'un orthodiphénol dans la glande pourpre. La substance aromatique non alcoolosoluble suggère un autotannage. La composante enzymatique ("polyphénol-oxydase thermolabile") apparaît (?) par incubation dans la tyrosine qui sans réagir sur les coupes fait brunir le milieu. Smyth (1954) reprend ces données de façon critique. La glande "supérieure" n'est pas comme Brown le pensait une dépendance de la glande pourpre. Même si elle répond aux réactions de Millon et argentaffine, elle donne surtout par incubation dans le catéchol un brunissement inhibé par le cyanure et détruit par l'hypochlorite= c'est elle la glande de l'enzyme, qui participe avec la glande inférieure au "tannage autoquinonique". Gerzeli (1961-63) par voie histochimique, rejoint pour Mytilus et Pinna les conclusions de Smyth, notamment à propos de cette glande intermédiaire, la glande "blanche" où ils voient tous les deux un stade de développement de la glande supérieure (glande de l'enzyme) (1).

c. La participation du collagène.

A cette glande réticente et tiraillée entre ses deux voisines, Pujol (1967) va trouver une nouvelle vocation : elle secrète un collagène particulier. Cette interprétation est cohérente avec les recherches par diffraction aux rayons X qui se sont développées après Champetier et Fauré-Frémiet (Mercer, 1952 ; Jackson et alii, 1953, et surtout Rudall, 1955, qui montre que seule la partie fila-

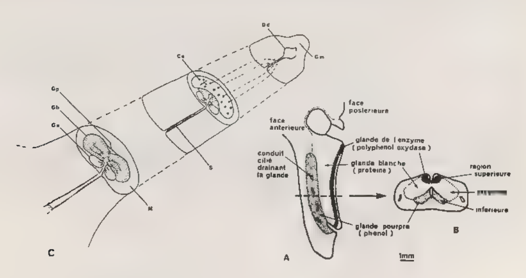


Fig. 2 - Interprétations de la glande byssogène de Mytilus.
A : Smyth d'après Brown (1952), B : Smyth (1954), C : Pujol (1971).

(Gp = glande pourpre, des phénols. Gb = glande blanche, du collagène. Ge = glande de l'enzyme, phénoloxydase. Ce = canaux ciliés évacuateurs de la glande des phénols. S = sillon pédieux. Dd = dépression distale. Gm = glande muqueuse. M = zone musculaire).

---

(1) Tout récemment (1972, et sous le titre "Histochemical identification of Dopa, Dopamine and Catechol in Phenol gland and mode of tanning of byssus threads of Mytilus edulis" (Acta histochem., 42, pp. 87-94) Ravindranath, M.H. et Ramalingam, K. fournissent une identification plus précise des substances impliquées dans le tannage.

menteuse donne chez Mytilus un spectre typique du collagène). Pujol retrouve d'ailleurs les caractères histochimiques de la glande pourpre (ou des phénols), souligne la discrétion des groupes SH associés aux radicaux aromatiques. La glande de l'enzyme est caractérisée par la technique de Smyth. Des peroxydases à rôle voisin interviennent de façon annexe au niveau du "rachis".

L'interprétation de la glande blanche permet de comprendre ses réponses négatives à des réactions des protéines, basées sur la mise en évidence de la tyrosine ou sur la formation d'aldehyde avec la ninhydrine mais non caractéristiques du collagène. Les éléments positifs de la reconnaissance de ce dernier sont la desturction de la sécrétion par la collagénase, l'analyse biochimique concernant les proportions en aminoacides, la technique autoradiographique (incorporation massive de la 3 M - Proline au niveau de la glande). Il doit s'agir d'un "collagène sécrété" (assimilable par exemple au tropocollagène) dont les globules sont expulsés au niveau du sillon pédieux. Une étude de microscopie électronique révèle le cheminement des globules qui se fusionnent et se structurent, dans des prolongements cellulaires qui s'insinuent dans l'épithélium, à partir de corps cellulaires piriformes profonds, riches en ergastoplasme (1). Si Pujol ne fournit pas les bases d'une explication synthétique qui associerait le collagène aux éléments du tannage quinonique, il apporte par contre des indications annexes d'anatomie comparée intéressantes (absence du collagène dans le byssus de Pinna homologue du seul rachis de la Moule, association de la substance organique dans le byssus calcifié d'Anomia à une composante aragonitique importante, 98 %).

III - L'OPERCULE DES PROSOBRANCHES

1 . Références morphologiques.

Malgré toutes ses imperfections, le premier travail majeur sur les opercules est dû à Houssay (1884) et il naît d'un propos critique contre la vieille théorie de Gay (1850) qui faisait de l'opercule un homologue de la coquille, évoquant la condition bivalve originelle (résurgences de cette hypothèse chez Fleischmann, 1932 et Pruvot-Fol, 1954...).

Deuxième étude générale majeure, la prospection de Kessel (1942) redresse les approximations de la précédente et va plus loin dans le domaine de l'anatomie microscopique et de l'étude des formations calcifères. La classification des opercules d'après leur morphologie extérieure s'inspire de P. Fischer (1865) (reprise notamment par Kessel). Fretter, faute de classification satisfaisante , préfère la distinction prioritaire de Houssay en spiralés et non spiralés, à celle de Kessel en cornés et calcifiés. Lorsque la face externe fait reconnaître les grands types (polygyre, oligogyre, apical, marginal, concentrique...), l'anatomie microscopique aide a préciser les apports inférieurs (lames adventives, vernis). Fretter donne un bon rappel des éléments d'orientation de l'opercule sur la face supérieure du pied.

a. La lamelle hyaline et l'opercule type.

De la gouttière operculaire antérieure (ou columellaire) peut partir la "lamelle hyaline", pellicule initiale de l'opercule : elle sous-entend une croissance d'avant en arrière de la "couche principale". Typique des opercules spiralés (Gibbula, Littorina) elle se retrouve chez des opercu-

(1) Là encore une publication récente de Tamarin A. et Keller P.J. présente d'excellentes images ultrastructurales des trois glandes du système byssogène (à phénols, à collagène, à enzyme) chez Mytilus californianus (An ultrastructural study of the byssal thread forming system in Mytilus, J. Ultrastruct. Res. 40, p. 401-416).

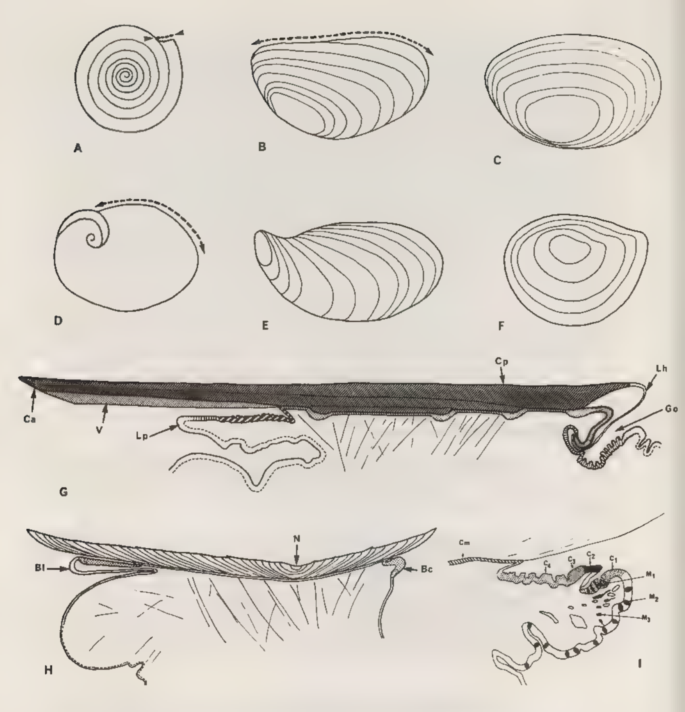


Fig. 3 - Opercules.

(A · Opercule polygyre de Gibbula magus. B · Opercule marginal de Nucella lapillus (à lamelle hyaline). C : O. marginal de Buccinum undatum (à apposition). D · Type oligogyre de Tricolia pullus. E : O. apical de Neptunea antiqua. F : O. concentrique de Viviparus.

G : coupe sagittale de la zone operculaire de Nucella (d'après Amouzou, 1967)

(Ca : couche accessoire, Cp : couche principale, Go : gouttière operculaire, Lh : lamelle hyaline, Lp : languette postérieure).

H : coupe sagittale de la zone operculaire de Viviparus (d'après Lerch, 1968).

(Bd : bord columellaire, Bl : bord labial ou postérieur, N : nucleus)

I : Bord columellaire du disque operculaire de Nucella (d'après Grasset, 1970).

(Cm : cellule myoépithéliale ; C_2, C_3, C_4 : cellules "principales", C_1 : cellules à enzyme).

les marginaux (Nucella, Ocinebra), tandis que d'autres opercules à zône de croissance antérieure (Buccinum, Neptunea) ne la présentent plus : il s'y substitue un mode de croissance par apposition de strates antérieure. On a pu voir chez Buccinum et chez Neptunea larvaires (Grasset, 1970, Vovelle, 1970) que la lamelle hyaline est encore présente, ce qui indiquerait son caractère primitif. Sa disparition chez l'adulte n'entraîne pas l'effacement de la gouttière operculaire dans les espèces "à apposition" mentionnées (cette gouttière apparaît d'ailleurs passagèrement chez la larve de Viviparus et reste marquée chez l'adulte par une encoche...). De la même façon, il est apparu que le dispositif moyen oligogyre est peut-être aussi primitif, il existe de façon fugace, dans une dissymétrie plus ou moins marquée chez Neptunea, Nucella, Buccinum.

La lamelle hyaline typique dénonce-t-elle la formation et la nature "cuticulaire" de l'opercule corné ? Elle apparaît de façon abrupte comme une pellicule mince au plus profond de la gouttière, adhérente à l'épithélium supérieur avant de se décoller provisoirement et, épaissie par la sécrétion de "cellules principales", de se retrouver comme "couche principale" fixée à l'épithélium du disque operculigère (cf. Amouzou, 1967 sur Nucella). Se posent trois questions annexes :

. La lamelle hyaline est-elle assimilable à une cuticule ? La microscopie électronique la fait apparaître comme une mince couche homogène en contact d'un dispositif microvilleux, à partir de sécrétions apicales vésiculaires, associées au Golgi des cellules épithéliales (Vovelle sur Nucella, non publié).

. La lamelle hyaline est-elle de même nature que la couche principale ? Elle présente par rapport à cette dernière des caractères de colorabilité atténuée et apparaît au microscope électronique comme moins contrastée et plus homogène, formant une couche externe d'épaisseur constante.

. Réinsérée au niveau du disque operculigère, la couche principale tient son adhérence non plus d'un caractère cuticulaire mais de l'enracinement apical de dispositifs myoépithéliaux en doigt de gant, correspondant à un épithélium intact. Houssay avait affirmé l'interruption totale de cet épithélium, P.M. Fischer (1940) en a démontré l'existence chez Nucella ; on y voit au microscope électronique (Vovelle sur Astrea, non publié) une architecture dense de tonofilaments associés en colonnes, en rapport basal avec les terminaisons musculaires.

b. Zones de sécrétion et modes de sécrétion.

Dans tous les cas, le front de croissance de la couche principale tire donc son origine des sécrétions d'un bourrelet épithélial de cellules hautes, dont la taille augmente brutalement après l'amincissement significatif du fond de la gouttière. Des zones successives de cellules identiques à ces "cellules principales", lorsqu'elles existent, sont à l'origine des "couches adventives" empilées postérieurement. Leur aspect cytologique, leur richesse en RNA les homologuent aux cellules principales. Le vernis naît de l'épithélium supérieur de la languette postérieure dont les cellules glandulaires sont plus diversifiées.

Dans tous les cas d'opercules cornés étudiés récemment (Vovelle sur Gibbula 1967, Amouzou, Vovelle sur Nucella 1967, 1968, Lerch sur Viviparus 1968, Grasset sur Buccinum 1970, Vovelle sur Neptunea 1970), la matière operculaire présente une colorabilité homogène, quelle que soit la strate principale, accessoire ou vernissée) considérée. Est-ce l'indication d'une identité de nature chimique ?

2 . Données sur la nature de l'opercule corné.

a. La chitine et sa mise en doute.

Houssay a imposé la notion de l'opercule chitineux : la matière sécrétée provient de "zones chitinogènes". Cette interprétation est encore acceptée tardivement dans la littérature (p. ex. Dakin 1912, Johansson 1939). Kessel rectifie d'un point de vue général cette identification de la matière operculaire : il y voit plutôt une scléroprotéine ou conchine. Cette identification s'appuie sur des tests biochimiques de dissolution. Seul cas douteux : l'opercule de Buccinum a été reconnu comme chitineux par voie biochimique par Wester (1910) et Kessel obtenant avec cette espèce un résidu à la lessive de potasse, qui réagit au réactif à l'iode-chlorure de zinc, reste incertain, compte-tenu de résultats contradictoires après désincrustation au diaphénol. Il n'exclut pas la présence de chitine sous forme très divisée. Les auteurs avalisent ce diagnostic. Pour Fretter et Graham l'opercule est "corné" ou en "conchioline", les indications sur sa nature chitineuse remontent "au temps où toute formation cuticulaire était considérée comme chitine par le Zoologiste..." (par contre, la substance accessoire, le "vernis" est toujours de nature inconnue). Pour Hyman le matériel corné non identifiable à la chitine est une "sorte de protéine comme la conchine" de la coquille, des traces de chitine étant rarement présentes (cf. Kessel).

Le résultat négatif important correspondant à cette absence de chitine a été obtenu par des clés biochimiques surtout (tests de dissolution type Campbell). Jeuniaux (communication personnelle) l'a vérifié avec sa chitinase. Les travaux récents l'ont abordé pour les espèces énumérées en outre, par des voies histochimiques. Dans tous les cas, sur coupes, le réactif de Schulze, ou même le rouge congo signalétique, restent négatifs sur la matière operculaire, même désincrustée au diaphénol. Le cas de Buccinum s'éclaire ainsi et se ramène au schéma général (Grasset, 1970).

Les résultats de la recherche des polysaccharides ne donnent de réponse positive qu'au niveau des zones épithéliales externes à la gouttière sécrétrice : les mucus, supports possibles d'enzymes importantes ne jouent pas de rôle direct dans la constitution de la matière operculaire. Le cas de l'opercule corné inférieur d'Astrea rugosa (Vovelle 1969) est particulier : entre deux lames protéiques une zone médullaire feuilletée associe des mucopolysaccharides complexes qui ne sont toujours pas comparables à la chitine.

b. Le tannage quinonique.

La scléroprotéine homogène qui très généralement constitue tout l'opercule des Prosobranches est durcie par tannage quinonique. Le schéma de Pryor (ou une variante) a été retrouvé par des voies histochimiques. Les tests généraux des protéines (Bleu de Bromophénol), des protéines aromatiques (Millon), des radicaux phénoliques (R. argentaffine, chromaffine, diazotation) apparaissent positifs de façon homogène dans tous les cas mentionnés (Gibbula, Nucella, Viviparus, Buccinum, Neptunea, Tricolia, Astrea, Ocinebra...). Dans le seul cas de Gibbula apparaît une réaction spécifique de polyphénols alcoolosolubles, localisés à la face externe de la gouttière operculaire. Dans le cas général, la protéine aromatique est donc implicable dans un processus d'auto-tannage. A la caractérisation globale de la matière operculaire répond celle de sécrétions spécifiques, particulièrement mises en valeur par la réaction argentaffine au pôle apical des cellules "principales" ou apparentées. Dans le cas le plus complexe, le bourrelet antérieur de Buccinum présente une zonation diversifiée de cellules répondant aux tests des protéines et des composés aromatiques.

La composante oxydasique qui seule peut compléter le diagnostic d'un tannage quinonique a été révélée dans tous les cas, par incubation dans le catéchol, ou dans la DOPA, avec les contrôles nécessaires. Le plus souvent (Nucella, Ocinebra, Buccinum, Neptunea) elle se manifeste au

niveau de l'épithélium de la face externe de la gouttière operculaire, quelquefois par surcroît au niveau de l'épithélium adhésif (Astrea). Des données récentes (Maschino sur Ocinebra) impliquent une peroxydase en parallèle avec le polyphénol-oxydase dans le tannage quinonique de la protéine. Les mucocytes particuliers des zones réagissantes sont susceptibles de servir de support à l'enzyme.

Dans ce schéma, le vernis, sécrétion accessoire, se révèle de même nature, et la dualité fictive de l'opercule de Viviparus ne se justifie plus.

3 . Les opercules calcifiés.

Si une composante calcique s'associe par exemple au byssus d'Anomia ou aux radulas de certains Gastéropodes, nous avons très peu d'éléments pour jalonner les voies de son dépôt. Les opercules calcaires des Prosobranches ne sauraient nous fournir un schéma homogène de cette association de matière minérale et organique si l'on considère leur diversité ; par exemple, chez Pomatias, matière organique et calcaire sont intimement associées, chez certaines Néritines le calcaire est sous-jacent à une opercule organique oligogyre superficiel, chez Bithynia le calcaire est superficiel par rapport à un opercule concentrique profond, de même que chez les Turbinidae qui ont été plus précisément étudiés (Vovelle 1969, 70, 71). Chez Tricolia pullus comme chez Astrea rugosa une galette minérale recouvre l'opercule protéique sous-jacent. Dans les deux cas ce dernier se ramène à une lame de protéine tannée (assez complexe chez Astrea) oligogyre dont la zone sécrétoire correspond au bourrelet columellaire marqué d'une petite gouttière operculaire avec amincissement épithélial.

La sécrétion calcaire superficielle provient de la face concave d'un "repli operculaire" en demi-lune, plus antérieur que la gouttière mais distinct, comme Kessel l'a souligné, du bourrelet palléal postérieur. Cette formation rétractable ne peut constituer que temporairement un espace "extra épithélial" où la nouvelle lamelle d'aragonite se dépose dans une matrice mucoprotidique (cette dernière séparée de l'opercule tanné chez Tricolia par une pellicule plus riche en mucopolysaccharides acides). Tricolia laisse deviner au niveau de certaines cellules du repli interne des concrétions calciques très labiles, qui n'apparaissent en aucun cas chez Astrea. La traversée de l'épithélium par un calcium ionique, sous forme soluble, a été mise en évidence par des voies indirectes, histochimiques, histoenzymologiques, cytologiques et autoradiographiques. La technique de KASHIWA au GBHA, qui s'adresse au calcium soluble, le révèle par contre au niveau de la bordure en brosse apicale de l'épithélium, comme dans la basale et le conjonctif sous-jacents. La méthode à l'acétate de plomb utilisée en microscopie électronique précise cet itinéraire en mettant en cause les espaces intercellulaires jusqu'à leur jonction subapicale et en retrouvant les accumulations au niveau de la basale comme les précipitations sur les microvillosités. L'utilisation du calcium 45 pour l'autohistoradiographie en microscopie photonique confirme à la fois le rôle de transporteur du tissu conjonctif et l'élimination élective du cation au niveau de la bordure en brosse de l'épithélium de la seule face concave. La recherche histoenzymologique des phosphomonoestérases spécifique (ATPase) et non spécifique, avec les contrôles nécessaires, permet de retrouver ce régionnement strict. L'autohistoradiographie à l'échelle des ultrastructures conduit à envisager le transfert ultime du calcium dans la zone apicale sous microvillositaire de cet épithélium privilégié et met particulièrement en cause des corps multivésiculaires à son voisinage. Toutes ces images dépendantes des conditions diverses du maintien en place préalable d'un calcium très faible fournissent des états finalement complémentaires de son transfert actif à travers l'épithélium et semblent affirmer son origine endogène. En tous cas, la précipitation minérale n'est nullement dépendante de l'espace clos délimité par une pellicule de protéine tannée, puisque cette dernière se trouve dans le cas précis sous-jacente aux formations minérales (comme la cuticule tannée des Polyplacophores décrite par Beedham et Trueman - 1967 - sous leurs spicules calcaires).

5mm
col.
caud.
oc
oo
ro
bpp
A

fe
eot
fi
ls
B

mv
za
jc
cm
gp
b
C

D

Stoelzner Alizarine	GBHA	Acetate de Pb électron.	RAG photon.	RAG électron.	Phosphatase alcaline	ATPase
(+)						
	+ +	+ +	+ +		+	
		+		+		+
		(+) (intercellulaire)				
	+	+	+			
	+		+			
	+		+			

Fig. 4 - Elaboration de la partie calcifiée de l'opercule d'Astrea (Vovelle, 1971)

A. Coupe sagittale de la zone dorsale operculigère du pied. bpp = bourrelet palléal postérieur, col = région columellaire, caud = région caudale, oc = opercule calcaire, ot = opercule protéique tanné, ro = repli operculaire.

B. Détail de la région antérieure columellaire et du repli operculaire. eot = épithélium sécréteur de l'opercule protéique tanné, fe = face externe pigmentée du repli operculaire, fi = face interne sécrétrice de l'opercule calcaire, ls = lacunes sanguines.

C. Organisation ultrastructurale d'une cellule de la face interne du repli operculaire, b = basale, cm = corps multivésiculaires, gp = granulations pigmentaires, jc = jonction cloisonnée, mv = microvillosités, za = zonula adhaerens.

D. Tableau interprétatif du passage du calcium au niveau de l'épithélium de la face interne du repli operculaire.



IV - LE PERIOSTRACUM ET LA COQUILLE CALCIFIEE.

1 . Remarques préliminaires.

La coquille des Mollusques est une production du manteau, associant une composante minérale (calcique) et une composante organique au moins partiellement "sclérotisée". Le rebord palléal correspond à la zone de croissance coquillière et se trouve par conséquent impliqué exclusivement dans l'élaboration de la matière organique "sclérotisée" et partiellement dans la concrétisation d'une partie de la matière minérale. Des territoires ainsi désignés comme privilégiés dans des processus sécrétoires devraient permettre par leur étude morphologique, cytologique, histochimique, de préciser l'origine et les modalités d'association de la pellicule externe (periostracum), de la matière minérale cristalline, et de sa trame organique. La masse considérable des travaux qui se sont stratifiés sur le sujet laisse pourtant une grande impression d'obscurité en ce qui concerne les rapports de filiation, entre les tissus sécrétoires et le squelette externe. La responsabilité en incombe beaucoup à la diversité des structures et des espèces étudiées (les Lamellibranches d'une part, Helix de l'autre fournissent la plupart des références) mais les mêmes auteurs qui reconnaissent la difficulté de trouver un dénominateur commun sont parfois tentés par des généralisations abusives. Puisqu'il est impossible d'épuiser la matière, et qu'il s'agit dans notre propos d'examiner un épithélium dans son régionnement sécrétoire diversifié, nous envisagerons principalement le periostracum, et accessoirement le problème de la traversée du manteau par le calcium.

2 . Données morphologiques et cytologiques.

Le rebord du manteau est toujours caractérisé d'après sa disposition typique chez les Lamellibranches : trois replis, interne, moyen et externe se succèdent de la cavité palléale vers la coquille. On attribue volontiers aux replis interne et moyen une vocation musculaire et sensorielle, pour caractériser le repli externe comme sécrétoire. Ce dernier est séparé du repli moyen par le sillon du periostracum (-cf. Manigault 1939, ou periostracal, Franc 1970, ou supra marginal groove, Hyman). Le régionnement en replis s'efface plus ou moins chez les Gastéropodes. Sauf chez les Zeugobranches (cf. Fretter et Graham), les replis moyen et interne sont peu distincts, l'ensemble se retrousse et le seul sillon supramarginal (dont Hyman souligne la généralité, et dont on remarque comme significatif qu'il présente un amincissement maximum de l'épithélium au fond de la gouttière) marque un repère topographique pour délimiter le repli externe sécrétoire. Pour des considérations histochimiques, Timmermans (1969) demande qu'on nuance les homologies entre Lamellibranches et Gastéropodes proposées par Fretter et Graham.

a. Formation cuticulaire ou glandes profondes ?

Le periostracum naît, du moins chez les Lamellibranches au fond du sillon supramarginal. Les anciens auteurs ont été sensibles à son contact intime avec la face externe du repli moyen (cf. Field 1922, ou Manigault p. ex.) et c'est seulement depuis Kessel (1944) et Brown (1952) qu'on a attribué généralement sa formation au repli externe. Contradictoirement, Bevelander et Benzer (1948), Tsuji (1960) ont admis que la face externe du sillon ne faisait qu'épaissir une pellicule initiale formée par la face moyenne. Si entretemps la plupart des auteurs (p. ex. Hillman 1961, Beedham, 1965) se sont ralliés à l'avis de Brown et Kessel, en tenant compte de l'aspect sécrétoire des cellules du repli externe, c'est à la microscopie électronique qu'appartient l'arbitrage. Bevelander et Nakahara (1967) fournissent de belles images de la pellicule periostracale initiale chez Macrocallista maculata à l'apex des cellules les plus profondes du repli externe et en rapport avec leurs grains de sécrétion. Ces cellules sont appelées "basales", par référence à une description et une dénomination de Kawaguti et Ikemoto (1962 sur Fabulina nitidula). Elles fournissent un point de départ ponctuel à la lame périostracale : Kawakami et Yasuzumi (1964 sur Pinctada) lui donnent même pour origine la membrane basale du repli externe. Les cellules "basales" ont été discutées dans leur réalité par Kniprath (1970) :

chez Lymnea stagnalis elles n'apparaissent pas typiquement au fond de la gouttière périostracale, très amincie, même si la paroi correspondant au repli externe présente des cellules à sécrétion apicale annonçant sans contredit la matière periostracale.

Avant de voir ces cellules cylindriques du repli externe participer à l'épaississement

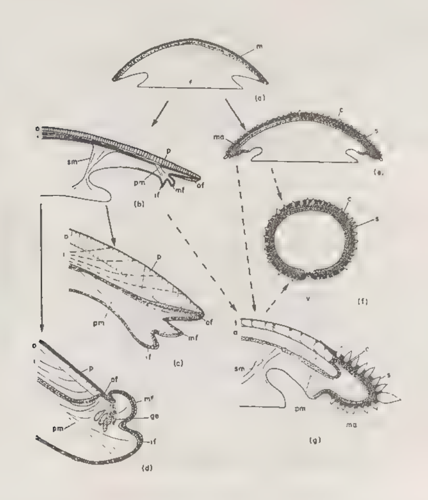


Fig. 5 - D'après Beedham et Trueman (1967).

Schéma montrant les relations évolutives possibles entre les Polyplacophores et d'autres Mollusques d'après la structure manteau/coquille.
(a) Condition ancestrale hypothétique avec la paroi dorsale couverte d'une sécrétion muqueuse.
(b) Coquille de Neopilina (d'après Lemche et Wingstrand, 1959)
(c) Bivalve
(d) Haliotis (structure de la coquille d'après Bøggild, 1930).
(e) Chitons modernes.
(f) Proneomenia (d'après HOFFMAN, 1947).
(gl = cellules glandulaires, m = revêtement muqueux, sm = muscle coquillier pédieux, v = gouttières ventrales des Aplacophores.

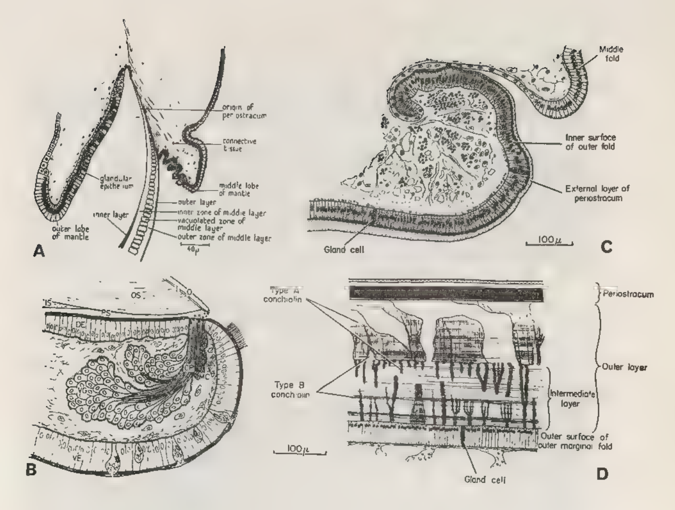


Fig. 6 – Periostracum.

A : Bord palléal de Mytilus d'après Brown (1952)

B : Bord palléal de Littorina littorea d'après Bevelander et Nakahara (1970).

C : Bord palléal de Solemya parkinsoni d'après Beedham et Owen (1965).

D : Interprétation de la coquille de Solemya parkinsoni (Beedham et Owen).

du periostracum et diversifier leurs sécrétions, on reconnaîtra que le dispositif ainsi décrit n'est pas général. Certaines descriptions marquent l'origine du periostracum au niveau d'une zone de glandes profondes. Hyman en figure quelques images anciennes, plus ou moins précises (cf. Thiem 1917, sur Patella, Bøggild 1930, sur Haliotis, etc...). Formations où l'on devine des corps cellulaires enfouis dans le conjonctif, dont les prolongements débouchent en faisceaux parfois au fond d'un sillon esquissé, elles ont été récemment reprises en microscopie électronique chez Littorina littorea par Bevelander et Nakahara (1970) qui en distinguent les régions dorsale, ventrale et muqueuse à l'origine des couches externe et interne d'un periostracum dont elles annoncent la structure feuilletée dès leurs grains de sécrétion d'origine golgienne. Ces glandes marginales dont Bevelander et Nakahara donnent une bonne revue historique (remontant à Moynier de Villepoix, 1892 sur Helix) apparaissent également dans le travail de Gostan sur Rissoa (glandes du bourrelet palléal). Elles semblent majoritairement caractériser les Gastéropodes, même si Fretter et Graham suggèrent le contraire par référence au travail de Bevelander et Benzer (1948, sur les Huîtres). Sans doute Beedham et Owen en décrivent des variantes localisées chez Solemya (1965) mais dont l'aspect et la sécrétion ("tubular oil glands") n'autorise pas l'homologie. Cette homologie est beaucoup plus sûre dans le cas décrit par Hillman (1971)

sur Mercenaria mercenaria) des cellules sécrétoires sous-jacentes à l'épithélium interne du repli externe et dont "les conduits ou extensions débouchent dans la gouttière périostracale".

On se trouve donc pour la formation du periostracum devant une alternative dont les illustrations ne suivent pas rigoureusement le plan systématique : il s'agit soit d'une matière sécrétée par des bouquets de glandes profondes soit d'une pellicule apicale (des cellules "basales"...) épaissie progressivement par les sécrétions de l'épithélium du repli externe. On note que la première éventualité concerne généralement les Gastéropodes où la rétraction du bourrelet palléal par rapport au bord de la coquille est bien plus importante que chez les Lamellibranches maintenus en place par les muscles palléaux, et dont la pellicule periostracale initiale se réfléchit à demeure dans le sillon supramarginal.

Enveloppées ou non par la pellicule periostracale (cf. la "lamelle hyaline" operculaire...) les cellules hautes du repli externe manifestent une vocation sécrétoire qu'on va être tentés de diversifier (épaississement du periostracum, sécrétion de la matrice organique et de la composante minérale de la couche prismatique...). Cette "bandelette palléale" (Moynier de Villepoix), "Drüsenpolster" (Biedermann, 1902, H. Roth 1929), peut révéler comme dans le cas assez spécial d'Helix des formations glandulaires diversifiées, le plus souvent elle présente des catégories cellulaires peu tranchées à grains de sécrétion apicaux (Brown 1952, Beedham et Owen 1965) qu'on verra impliqués dans les phénomènes chimiques décrits plus loin. Le régionnement histochimique de ce repli a été posé comme une hypothèse nécessaire, Taylor et Kennedy (1969) qui en donnent une bonne bibliographie vont même plus loin en proposant une zone génératrice au fond du sillon periostracal : les cellules produites changeraient de forme et de fonction pour sécréter successivement le periostracum, la couche des prismes et la couche lamelleuse avant de se transformer au niveau de la zone d'attachement musculaire (1). Parmi les observations qui concrétisent ce régionnement on retiendra comme exemplaires deux séries de travaux effectués récemment sur le même matériel (Lymnea stagnalis) par des voies de cytologie ultrastructurale (Kniprath 1971) ou histochimiques (Timmermans 1969). Les trois régions que Kniprath différencie par leur aspect cytologique, leur garniture microvilleuse ou leurs sécrétions permettent de poser l'hypothèse de leur rôle dans l'élaboration de la matière periostracale, la matière intercristalline, la matrice organique, et éventuellement la composante minérale.

Timmermans a retenu des clés notamment histoenzymologiques qui permettent d'établir des frontières nettes entre cinq zones cellulaires (recherche du RNA, de la phosphatase alcaline ou des peroxydases et des phénolases). Les réponses aux réactions d'enzymes impliquées l'une dans le métabolisme du calcium, l'autre dans le tannage de protéines, marquent une frontière tranchée entre le rebord du bourrelet palléal et sa partie sous-jacente à la coquille : on peut se demander si cette frontière topographique se projette sur les deux sécrétions : le periostracum et la coquille avec sa matrice organique. (2)

---

(1) Cette dernière mérite une mention à part pour sa diversité, car si Hubendick (1957) décrit l'aspect des cellules microvilleuses spécialisées à colonnes de tonofilaments, de l'"épithalium adhésif" chez Acroloxus lacustris, Crenshaw et Watabe (1969) en indiquent la disparition chez Mercenaria mercenaria ("fibres musculaires directement attachées sur le myostracum").

(2) La synthèse souhaitée dans cette revue d'ensemble entre les résultats de Timmermans et de Kniprath apparaît dans le tout récent (1972) et remarquable article de ce dernier auteur (Formation and structure of the periostracum in Lymnea stagnalis, Calc. Tiss. Res., 9, p. 260-271).

b. Stratification des sécrétions organiques de la coquille.

Une telle stratification doit être considérée comme préalable à l'étude histo et biochimique qu'elle permet d'éclairer. Le periostracum lui-même est une réalité complexe. Depuis Manigault qui distinguait par leur colorabilité les couches externe et interne du periostracum de Mytilus et Pecten, une quantité de descriptions amènent à reconnaître suivant les cas 2, 3 ou 4 couches (cf. bibliographie in Taylor et Kennedy 1969). Parmi les données les plus récentes notons les images électroniques de Bevelander et Nakahara sur Macrocallista (1967), sur Littorina (1970) et surtout sur Pinctada (1971) = leurs derniers clichés illustrent formellement l'indépendance de la lame periostracale, de la matrice organique des prismes, et même des parois interprismatiques, où l'on ne peut voir suivant la théorie de Taylor et Kennedy (1969) des extensions vers l'intérieur d'une matière périostracale qui délimiterait la croissance de cristaux qu'elle moule. Cette indépendance formelle de periostracum et de la substance organique associée aux cristaux, était déjà apparue à Beedham et Owen (1965) à propos de Solemya, chez laquelle le periostracum se met en place très en avant de la couche prismatique. Il en résulte que nous pourrons considérer le periostracum comme une entité indépendante précisément concernée par la sclérotisation lorsque nous aurons levé quelques hypothèques.

3 . Données histochimiques et biochimiques.

a. Une notion ambigüe : La Conchioline.

La conchioline, définie par FREMY (1855) comme le résidu laissé par la décalcification des coquilles de Mollusques, suivant un terme raccourci en conchine par Simroth (1897) recouvre la réalité complexe du periostracum et de la matrice organique du calcaire. Il s'agit suivant les auteurs, de la seule matière periostracale, de la seule matrice organique ou bien des deux confondues. Cette dernière attitude la plus confuse mais la plus conforme aux données historiques est celle par exemple de Fretter et Graham ou de Morton. Hyman ou Petitjean (1965) appliquent le terme au periostracum, ainsi, parfois que Beedham et Owen (1965) lorsqu'ils évoquent une "periostracal conchiolin". Dans d'autres approches histochimiques et biochimiques, Beedham (1958) a pourtant bien marqué la différence entre la conchioline et le periostracum, et des auteurs comme Bevelander et Nakahara (1967-71) s'appuient sur sa distinction. De même Ranson (1966) distingue formellement entre substance periostracale et conchioline. Définie généralement comme une protéine on y voit plus précisément une scléroprotéine, suivant, d'après Grégoire, Duchâteau et Florkin (1955) ses caractères d'insolubilité. Le terme "scléroprotéine" utilisé globalement par Hyman ou Petitjean, est attribué au seul periostracum par Bevelander et Nakahara. Il se justifie dans un premier temps par différence avec la chitine (cf. d'après Schlossberger, 1856, les teneurs en azote des chitines, 6,5 %, et des conchiolines, 16 %) il doit prendre une signification nouvelle par rapport au "tannage quinonique".

b. Une composante chitineuse.

D'après Beedham et Owen (1964 se référant à Richards (1951) "previous reports on the presence of chitin in the bivalve shell are conflicting". Sans doute Wester (1910) dans sa revue biochimique en trouve chez Anodonta des petites quantités, confirmées Beedham (1958), mais Trueman (1949) en nie l'existence chez Tellina tenuis. Le test du chitosane repris sur Solemya indique que les couches calcaires des valves ainsi que le periostracum contiennent dans certaines régions des quantités appréciables de chitine. Par ailleurs, chez les Polyplacophores où ils ont reconnu le periostracum "tanné" en profondeur c'est au niveau de la cuticule externe, porteuse de spicules, que Beedham et Trueman (1949) identifient la chitine.

Ducros (1966) en annexe de son étude sur la radula et le bec de perroquet des Céphalo-

podes a reconnu une composante chitineuse par des réactions in toto sur la plume de Loligo par exemple (grâce au Rouge congo signalétique et au réactif de Schulze). Cette composante ressort des analyses par dissolution spécifique à la chitinase de Jeuniaux (1963), qui trouve par exemple un quart de chitine dans la matière organique de l'os de Seiche, 18 % dans la plume de Loligo (alors que pour la coquille d'Aplysia et Helix les chiffres sont de 7 ou 3 %, pour le periostracum d'Ostrea de 0,5 % et pour les plaques dorsales du chiton de 12 %).

De toute évidence ces données sont convergentes mais souffrent de ne pas marquer une distinction entre le periostracum et une matrice calcaffine qui semblerait davantage concernée par la présence de chitine.

c. L'évidence du tannage quinonique.

Ce processus "déterminant une transformation rapide d'une protéine soluble en insoluble" suivant les termes de Taylor et Kennedy (1969) paraît implicitement adopté dans sa réalité par les auteurs de mises au point. Si Franc n'en parle pas, si Morton évoque ce periostracum qu'on pense subir un tannage quinonique, si Hyman reconnaît simplement une forme de protéine sclérotisée, Wilbur et Yonge (1964) donnent la chose pour assurée tout comme Fretter et Graham qui s'appuient sur la référence la plus ancienne.

Dans le détail des articles, la priorité revient à Trueman dont la note "Quinone tanning in the Mollusca" (1950) concerne le ligament d'Anodonta où une orthoquinone détectée par des réactions histochimiques (Millon, R. Xanthoprotéique, R. Argentaffine), voit son complément oxydasique dénoncé par la Nadi-réaction ; deux publications précédentes portent sur les ligaments de Tellina (1948) et Ostrea (1949). Brown, dans son article déjà mentionné, implique le periostracum de Mytilus d'après un travail antérieur (1950) dans un processus de tannage quinonique. Les réactions argentaffine et de diazo-couplage concernent non seulement la matière sécrétée mais aussi, pour la première, des granules noirs apicaux dans les cellules du repli externe du rebord palléal. Des données histochimiques et de chromatographie sur papier servent à Beedham (1958) pour identifier le tannage dans la "composante non calcaire" de la coquille d'Anodonta, Mytilus, Ostrea. Les réactions argentaffines et de Millon concernent le periostracum riche en tyrosine, mais aussi à un degré moindre la couche externe de la matrice organique du calcaire, qui subirait un "tannage léger". Pour Brown comme pour Beedham, le seul indice de protéines aromatiques ou de composés réducteurs suffit à poser le diagnostic du tannage quinonique. Hillman (1961) à propos du periostracum de Mercenaria met en cause des cellules sous épithéliales réagissant au Millon, à la réaction argentaffine, mais aussi, pour l'enzyme, à la DOPA - réaction, et soulève l'hypothèse d'un "auto-tannage" de la protéine aromatique. Cette même DOPA réaction permet à Mingati et Mancuso (1952) de reconnaître une "tyrosinase" dans le bourrelet palléal des embryons de Physa. Beedham et Owen (1965) sur Solemya vont retrouver les mêmes réactions positives de Millon et argentaffine mais aussi xanthroprotéique et des Phénols (Baker) sur les zones décrites chez d'autres espèces (les granulations argentaffines de l'épithélium du repli externe leur semblent ambigües, implicables dans l'élaboration de sécrétions pigmentaires...). Beedham et Trueman (1967 – à propos des Polyplacophores) reprennent les mêmes tests pour démontrer que chez Acanthochiton c'est la cuticule interne qui est tannée et donc pour eux homologue du periostracum. En 1967 également, Degens insère le tannage quinonique dans sa "Paleochemistry of molluscan shell protein"... Timmermans fait faire au problème un dernier progrès en démontrant dans le rebord palléal de Lymnea et de Pomacea que les zones les plus proches du sillon du repli externe donnent une DOPA réaction positive, superposable à une semblable réponse à la Benzidine, l'emploi des inhibiteurs permettant d'impliquer en fait la peroxydase dans le processus oxydatif des quinones. On rappelle que Raven a observé une réaction positive à la Benzidine dans la coquille et le rebord palléal de Lymnea stagnalis embryonnaire.

En somme si l'hypothèse du tannage quinonique est avancée pour un certain nombre

d'espèces de Lamellibranches et Gastéropodes, elle prend surtout consistance par le rapprochement de résultats complémentaires. Le diagnostic laisse dans l'obscurité le caractère du processus de tannage (en l'absence de polyphénols libres décrits, un auto-tannage paraît probable), et la nature précise de l'enzyme (la réalité d'une peroxydase demandant à être vérifiée pour d'autres espèces). Enfin et surtout, il reste à s'assurer si le periostracum est seul concerné dans le processus ou bien si ses frontières topographiques et ses différences biochimiques avec la matrice organique coexistent avec un certain gradient de tannage de la partie externe de cette dernière.

d. Periostracum et minéralisation.

Les données morphologiques, histochimiques et biochimiques précédentes soulignent l'individualité du periostracum. Nous avons déjà discuté, avec l'hypothèse de Taylor et Kennedy, revue par Nakahara et Bevelander (1971) de son interférence directe avec le processus de cristallisation de la couche prismatique. A titre d'exemples, deux schémas proposés pour la compréhension de la minéralisation de la coquille méritent d'être réévalués à la lumière des données morphologiques et biochimiques précédentes. Le schéma de Digby (1968 sur Mytilus) marque bien l'individualité de la pellicule periostracale stabilisée par tannage quinonique, provisoirement perméable pour établir la différence de potentiel responsable de la précipitation de la couche prismatique à sa face interne ; en outre cette pellicule réalise un espace extrapalléal clos, par son enracinement au fond du sillon periostracal. Nous avons vu que cet enracinement n'était qu'une des alternatives et le schéma de Simkiss (1965 sur l'huître) repose par contre sur la disposition d'un espace extrapalléal ouvert au niveau du sillon. Ouvert ou fermé, cet espace extrapalléal périphérique est d'ailleurs limité précisément chez les Lamellibranches par la ligne d'insertion du muscle palléal et le dépôt de la couche nacrée s'opère en milieu clos. Le dernier avatar de l'épithélium palléal externe est donc sa traversée, active ou passive, par un calcium d'origine endogène.

e. L'épithélium palléal et l'élaboration de la substance minérale.

L'évidente origine endogène du calcium coquillier sous-entend une traversée du revêtement palléal que certains ont interprété comme entièrement passive (De Waele 1930) : le bilan des recherches histochimiques et cytologiques doit être examiné de façon critique pour donner consistance à un rôle "secrétoire" plus actif des cellules épithéliales. Nous n'envisageons dans cette rubrique que l'épithélium et son voisinage immédiat sans approfondir les problèmes d'origine proche ou lointaine du calcium (on trouvera dans les revues de Gostan 1966, ou Timmermans 1969, les données bibliographiques qui font la part d'un processus de prise du calcium au milieu extérieur, ou de sa mobilisation à partir de réserves digestives ou conjonctives, extracellulaires ou cellulaires). Nous ne mentionnons de même que comme une éventualité peut être spécifiquement limitée, l'interprétation de Wagge (1951) et Abolins-Krogis (1958-63) qui mettent en cause des cellules spéciales, migrantes dans le dépôt et éventuellement le retrait du calcaire de la coquille. De la même façon, il semble difficile d'investir comme on a pu le faire (Bevelander et Benzer 1948) les seuls mucocytes de la surface du manteau de l'élaboration de la matière minérale.

Les données histochimiques sur la détection du calcium au niveau de l'épithélium palléal sont extrêmement contradictoires. Manigault qui a fait état des premiers résultats positifs au niveau du rebord palléal d'Helix insiste pour n'y voir qu'un phénomène passif et non sécrétoire. Le passage d'un calcium soluble et non sécrété sous forme figurée est révélé par la laque d'alizarine, et dans une situation assez inattendue : dans la paroi du sillon periostracal correspondant au repli externe. La présence de calcium décelable chez l'escargot est d'ailleurs formellement déniée par Wagge (1951), alors que Hayasi (1939) à l'aide d'une méthode de précipitation du Ca soluble par l'oxalate détecte une sécrétion minérale abondante chez Helix callizona en phase de régénération de la coquille. Guardabassi et Piacenza (1958) affirment que l'épithélium palléal d'Helix renferme une quantité plus ou moins importante de Ca détectable à l'aide de la technique de Von Kossa,

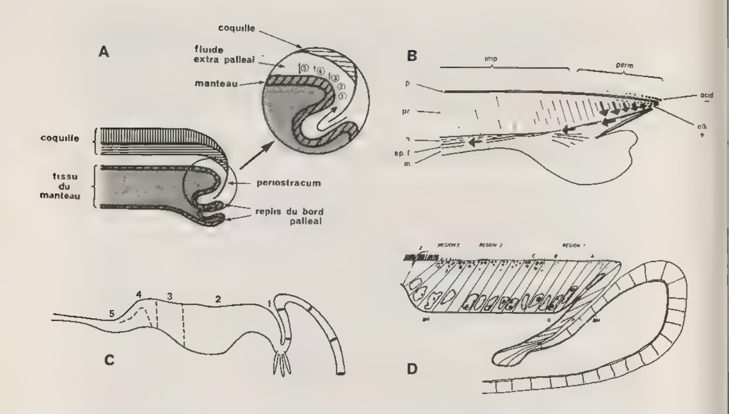


Figure 7

A : Représentation schématique des facteurs susceptibles d'influencer la formation de la coquille d'huître à partir du fluide extra palléal. (Simkiss, 1965). Le liquide extrapalléal est en communication avec l'eau de mer, mais on doit tenir compte du fait que le manteau est normalement intimement appliqué à la coquille (volume total du liquide extrapalléal 1 ml d'après Wilbur, 1964). Influence sur la formation de la coquille.

1. Des "phosphate inhibitors" présents dans l'eau de mer retardent la formation cristalline (Simkiss, 1964).
2. Des métabolites contenant des phosphates passent du manteau au liquide extrapalléal pour empoisonner la croissance cristalline.
3. Des ions magnésium de l'eau de mer favorisent l'aragonite polymorphe (Simkiss, 1964).
4. La sécrétion de la matrice favorise la calcite polymorphe.
5. Des pompes ioniques du manteau règlent la composition du liquide extrapalléal (1 à 3 antagonistes de 4).

B . Interprétation de la croissance de la coquille de Lamellibranche (Digby, 1968). Les larges flèches indiquent le mouvement du fluide alcalin développé durant l'activité depuis le bord de la coquille vers la cavité extrapalléale, précipitant la couche prismatique dans la région perméable et la nacre là où la couche prismatique est devenue imperméable par recristallisation.

C : Coupe du manteau de Lymnea stagnalis pour illustrer la localisation des composés chimiques et enzymes (Timmermans, 1969). (Zones 1 + 2 = RNA, peroxydase, 3 = RNA, 4 = phosphatase alcaline, glucose 6P deshydrogénase, 5 = phosphatase alcaline, anhydrase carbonique, glycogène, cytochrome - oxydase. ATPase, succinodeshydrogénase et autres deshydrogénase - également en 1 + 2 apicalement, en 3 + 4 basalement).

D : Régionnement des zones sécrétoires du bord palléal par étude ultrastructurale chez Lymnea stagnalis (d'après KNIPRATH, 1971).

des micro-incinérations, ou par examen au microscope à fluorescence. Dans le détail des résultats, les réserves faites sur les images de la méthode de Von Kossa (la seule qui concerne un calcium "figuré") sont importantes. Si Trueman (1942) détecte au rebord palléal de Tellina du calcium c'est un calcium soluble précipité par l'oxalate. Significatifs dans cette perspective, les résultats négatifs de Gostan sur Rissoa, ou de Timmermans sur Lymnea, les conduisent à suggérer l'une l'existence d'un calcium "masqué", l'autre le passage "rapide" d'un calcium soluble. Une majorité de résultats ambigus ou négatifs conduisent les auteurs à utiliser les éléments marqués. Après Bevelander (1951-52) et Jodrey (1953) qui utilisent le Ca 45 pour apprécier sa prise au milieu extérieur (de même que Gostan), Timmermans l'emploie principalement pour détecter grâce aux inhibiteurs le rôle de l'anhydrase carbonique dans son métabolisme, et c'est surtout Istin (1970) qui en donne des images histologiques chez Anodonta (soulignant notamment l'intensité du marquage de la membrane basale). Enfin, sur le plan de la microscopie électronique, Kniprath (1971) transpose la méthode à l'oxalate et les précipités de calcium soluble apparaissent dans l'épithélium palléal de Lymnea de façon discrète mais convaincante sur toute sa surface et relativement peu dans la zone supra-marginale. "Le calcium est transporté à travers les cellules, où il apparaît libre ou enclos dans des vésicules"... (1).

f. Deux transfuges enzymatiques. Là où la détection du calcium était douteuse, les auteurs ont trouvé des indices indirects par la mise en évidence des phosphatases alcalines dont le rôle intermédiaire se dégage d'abord des données biochimiques de Manigault (1939), puis de Bevelander (1948-52). Ces résultats sont généralisés (par ex. Kado 1953-1960 - sur cinq espèces de Lamellibranches, Guardabassi et Piacenza 1958, Beedham 1958, Gostan 1966, Timmermans 1969, etc...) et rares sont les cas réfractaires. La structure réagissante est le plateau apical de l'épithélium, et les données sur un régionnement de la réaction sont contradictoires : lorsque Kado mentionne la réaction négative des hautes cellules de l'épithélium périphérique, Beedham par contre souligne la réaction intense du repli externe de Cardium et Anodonta. Peut-être les images de Timmermans qui délimitent de façon tranchée la réaction phosphatasique aux régions 3 et 4 "internes" du repli représentent-elles le moyen terme de ces contradictions.

L'anhydrase carbonique est révélée histochimiquement presque en corrélation avec la phosphatase alcaline par le même auteur en accord avec les données biochimiques antérieures (notamment Frreman et Wilbur (1948, Stolkowski (1951), et Istin (1971), et contrôlée par les inhibiteurs classiques (diamox).

B. CONCLUSION

Les quelques structures examinées dans leur formation par des voies histologiques et dans leur nature par des voies surtout histochimiques et histoenzymologiques sont intéressantes dans leur rapprochement. La masse des données bibliographiques pour chacune d'elles devait être rapportée, malgré son disparate, pour permettre des généralisations suffisamment étayées.

Sur le plan des structures organiques proprement dites, et du phénomène sécrétoire,

---

(1) Par une méthode histochimique au fluorure, J.M. Neff vient de jalonner en microscopie électronique le passage du calcium soluble dans les espaces épithéliaux intercellulaires du manteau de : Mercenaria (Tissue and Cell, 1972, 4 (2), pp. 591-600).

on reconnaît une alternative entre des cellules en massifs glandulaires enfouis (byssus, glandes du sillon palléal de la plupart des Gastéropodes) et des formations sécrétées superficielles ("cuticulaires") à l'apex d'un épithélium de revêtement (radula, opercule, cas général du periostracum).

Sur le plan de la nature des sécrétions, le tannage quinonique sert de trait d'union aux dispositifs étudiés. Associé à la chitine, au collagène, ou juxtaposé à une minéralisation voisine, il mériterait que les rapports biochimiques entre les divers systèmes de consolidation squelettique, lorsqu'ils existent, soient précisés.

Sur le plan, imposé par notre propos, des rapports entre sclérotisation et minéralisation, nous pouvons faire un bilan diversifié. A l'imprégnation simultanée de la matrice chitineuse de dents radulaires par des protéines tannées et par une composante minérale, on peut opposer l'indépendance complète des structures sclérotisée et minérale dans l'opercule des Turbinidae, et se demander par comparaison si l'enveloppe periostracale de la coquille n'a pas de simples rapports de voisinage topographique avec la matière minérale sous-jacente.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- GENERALES .

BROWN C.H., 1949.- Protein skeletal materials in the Invertebrates. Exp. Cell Res., Suppl., 1, p. 351-355.

BROWN C.H., 1950.- Quinone tanning in the animal kingdom. Nature, 164, 275.

BROWN C.H., 1952.- Some structural proteins of Mytilus edulis. Quart. J. micr. Sci., 93, p. 487-502.

FRANC A., 1960.- In Traité de Zoologie de P. Grassé, t. V, fasc. 2, p. 2085, Masson édit., Paris.

FREMY E., 1855.- Recherches chimiques sur les os. Ann. Chimie, série 3, 43, p. 47-107.

FRETTER V., et GRAHAM A., 1962.- British Prosobranch Molluscs. Ray Society, London, p. 76-82.

HYMAN L.H., 1967.- The Invertebrates : vol. VI, Mollusca I. Mc Graw Hill édit., New-York.

JEUNIAUX C., 1963.- Chitine et chitinolyse. Masson édit., Paris.

WESTER D.H., 1910.- Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche. Zool. Jb. (Syst.) 28, p. 531-558.

- SUR LA RADULA :

AMAUDRUT A. 1898.- La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques gastéropodes. Ann. Sci. Nat. Zool. (7), 8, p. 1-291.

BECK K., 1912.- Anatomie des deutschen Bulimus Arten. Jena Z. Naturw., 48, p. 187-262.

CARRIKER M.R., 1943.- On the structure and function of the proboscis in the common oyster drill Urosalpinx cinerea Say. J. Morphol., 73, p. 441-506.

DUCROS C., 1966.- Tannage quinonique du bec, de la plume et des dents radulaires chez le Calmar, Loligo vulgaris Lamarck. Bull. Soc. Zool. Fr., 91, p. 331-332.

DUCROS C., 1967.- Contribution à l'étude du tannage de la radula chez les Gastéropodes. Ann. Histochim., 12, p. 243-272.

GABE M., et PRENANT M., 1948.- Quelques aspects cytologiques du métabolisme du fer chez Acanthochites fascicularis. Arch. Anat. Micr. Morph. Exp., 37, p. 136-154.

GABE M., et PRENANT M., 1949b.- Particularités histochimiques de la gaine radulaire chez l'Escargot (Helix aspersa Müll.). C.R. Acad. Sci., Paris, t. 229, p. 1269-1270.

GABE M., et PRENANT M., 1950a.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques . I : La gaine radulaire de Dentalium entale Deshayes. Arch. Zool. Exp. Gén., 86, p. 487-498.

GABE M., et PRENANT M., 1950b.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. II : Données histologiques sur l'appareil radulaire Hétéropodes. Bull. Soc. Zool. Fr., 75, p. 176-184.

GABE M., et PRENANT M., 1951a.- Particularités histochimiques de la gaine radulaire chez les Prosobranches Diotocardes. Bull. Soc. Zool. Fr., 76, p. 305.

GABE M., et PRENANT M. 1951b.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. III : L'appareil radulaire des Ptéropodes Thécosomes. Bull. Soc. Zool. Fr., 76, p. 315-323.

GABE M., et PRENANT M., 1952a.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. IV : L'appareil radulaire d'Acteon tornatilis. L. Arch. Zool. Exp. Gén., 89, p. 15-25.

GABE M., et PRENANT M., 1952b.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. V : L'appareil radulaire de quelques Opisthobranches Céphalaspides. Bull. Lab. Mar. Dinard, 37, p. 13-26.

GABE M., et PRENANT M., 1952c.- Sur le rô e des odontoblastes dès l'élaboration des dents radulaires. C.R. Acad. Sci., Paris, 2, p. 1050-1052.

GABE M., et PRENANT M., 1954.- Particularités morphologiques de la gaine radulaire du Nautile. Bull. Soc. Zool. Fr., 79, p. 167.

GABE M., et PRENANT M., 1955.- Rapports de la gaine radulaire et de sa papille chez les Céphalopodes dibranchiés. Bull. Soc. Zool. Fr., 80, p. 106-107.

GABE M., et PRENANT M., 1957a.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. VI : L'appareil radulaire de quelques Céphalopodes. Ann. Sc. Nat. Zool., sér. II, 19, p. 587-602.

GABE M., et PRENANT M., 1957b.- Particularités histochimiques du ruban radulaire et des dents de la radula chez quelques Mollusques. Bull. Soc. Zool. Fr. 82, p. 195-196.

GABE M., et PRENANT M., 1957c.- Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. VII : L'appareil radulaire de quelques Ascoglosses. Bull. Soc. Zool. Fr., 82, p. 223-233.

GABE M., et PRENANT M., 1959.- Particularités histochimiques de l'appareil radulaire chez quelques Mollusques. Ann. Histochim., 3, p. 95-112.

HOFFMANN M., 1932.- Uber die Radulabildung bei Lymnea stagnalis. Jena Z. Naturw., 67, p. 535-550.

JONES E.I., Mc CANCE R.A., et SHACKLETON L.R.B., 1935.- The role of iron silica in the structure of the radular teeth of certain marine Molluscs. J. Exp. Biol., 12, p. 59-64.

PRENANT M., 1924.- L'activité sécrétrice dans l'épithélium de la gaine radulaire chez l'Escargot. Bull. Soc. Zool. Fr., 49, p. 336-341.

PRENANT M., 1925.- Sur la permanence des odontoblastes de la radula. Bull. Soc. Zool. Fr., 50, p. 164-167.

PRENANT M., 1928.- Quelques aspects histologiques du métabolisme du fer chez les Chitons. Arch. Anat. micr., 24, p. 1-7.

PRUVOT-FOL A., 1926. - Le bulbe buccal et la symétrie des Mollusques. I : La radula. Arch. Zool. Exp. Gén., 65, p. 209-343.

PRUVOT-FOL A., 1925. - Morphogenèse des odontoblastes chez les Mollusques. Arch. Zool. Exp. Gén., 64, p. 1-7.

ROSSLER R., 1885. - Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mol usken. Z. wiss. Zool., 41, p. 467-482.

ROTTMANN G., 1901. - Uber die Embryonalenentwicklung vei den Mollusken. I : Die Entwicklung der Radula bei den Cephalophoren. Z. wiss. Zool., 70, p. 236-262.

RUCKER A., 1883. - Uber die Bildung der Radula bei Helix pomatia. Ber. Obe hess. Ges. Natur. Heilk., 22 p. 209-229.

RUNHAM N.W., 1960. - Investigations on the anatomy and composition of the molluscan radula, jaw, and odontophore cartilage. Thèse, Univ. Hull.

RUNHAM N.W., 1961a. - Investigations into the histochemistry of chitin. J. Histochem. Cytochem., p. 87-91.

RUNHAM N.W., 1961b. - The histochemistry of the radula of Patella vulgata. Quart. J. micr. Soc., 102, p. 371-380.

RUNHAM N.W., 1962a. - Further investigations on the histochemistry of chitin. J. Histochem. Cytochem., 10, p. 504.

RUNHAM N.W., 1962b. - Rate of replacement of the Molluscan Radula. Nature, G.B., 194, p. 992-993.

RUNHAM N.W., 1963a. - A study of the replacement mechanism of the Pulmonate radula. Quart. J. micr. Sc., 104, p. 271-278.

RUNHAM N.W., 1963b. - The replacement of the molluscan radula. Proc. Int. Congr. Zool., 16, p. 42.

RUNHAM N.W., 1963c. - The histochemistry of radulas of Acanthochiton communis, Lymnea stagnalis, Helix pomatia, Scaphander lignarius, and Archidoris pseudoargus. Ann. Histochim., 8, p. 433-442.

RUNHAM N.W., 1966. - Studies on radula replacement. Malacologia, 5, p. 73.

RUNHAM N.W., et THORNTON P.R., 1967. - Mechanical wear of the gastropod radula : a scanning electron microscope study. J. Zool., Lond., 153, p. 445-452.

SOLLAS I., 1907. - The Molluscan Radula ; its chemical composition, and some points in its development. Quart. J. micr. Sc., 51, p. 115-136.

SPEK J., 1921. - Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung und Entwickelung der Radula der Gastropoden. Z. Wiss. Zool., 118, p. 313-363.

TOWE K.M., LOWENSTAM H.A., et NESSON M.M., 1963. - Invertebrate ferritin ; occurrence in

Mollusca. Science, 142 p. 63.

TOWE K.M., LOWENSTAM H.A., 1967. - Ultrastructure and development of iron mineralisation in the radular teeth of Cryptochiton stelleri. (Mollusca). J. Ultrs. Res., 17, p. 1-14.

TRINCHESE S., 1878. - Anatomia e fisiologia della Spurilla neapolitana. Mem. Accad. Bologna, sér. 3, 9, p. 405-450.

TROSCHEL F.H., 1856. - Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Klassification untersucht. Berlin.

- SUR LE BYSSUS

BARROIS T., 1885. - Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches. Thèse, Lile.

BOUTAN L., 1895. - Recherches sur le byssus des Lamellibranches. Arch. Zool. exp. gén., 3, p. 297-338.

CARRIERE J., 1878. - Ueber der Fuss der Muscheln. Zool. Anzeig., I Jahrg, p. 55.

CARRIERE J., 1879. - Die Drüsen im Fuss der Lamellibranchiaten. Arbeit aus dem Zool. Inst. Würzburg, Bd V, p. 56.

CHAMPETIER G., et FAURE-FREMIET E., 1938. - Etude roentgénographique des kératines sécrétées. C.R. Acad. Sc., Paris, 207, p. 1133-1134.

FAURE-FREMIET E. et BAUDOUY C., 1938. - Sur l'ovokératine des Sélaciens. Bull. Chim. Biol., 20, p. 14.

GERZELI G., 1961. - Ricerche istomorfologiche e istochimiche sulla formazione del bisso in Mytilus galloprovincialis. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 32, p. 88-103.

JACKSON S.F., KELLY F.C., NORTH A.C.T., RANDALL J.J., SEEDS W.E., WATSON M., et WILKINSON G.P., 1953. - Nature and structure of Collagen. London Butterworths, p. 106.

KRUKENBERG C.Fr., 1885. - Uber die chemische Beschaffenbeit der sog. Hornfäden Mustelus und über die Zusammensetzung der keratinösen Hüllen um den Eiern von Scyllium stellore. Mitt aus der zool. Station zu Neapel, Bd. 6, S, p. 286.

MERCER E.H., 1952. - Observations on the molecular structure by byssus fibres. Austr. J. mar. Freschw. Res., 3, p. 199-204.

PELSENEER P., 1891. - Contribution à l'étude des Lamellibranches. Extrait des Archives de Biol., t. XI.

PUJOL J.P., 1967. - Formation of the byssus in the common mussel (Mytilus edulis) Nature 241, p. 204-205.

PUJOL J.P., 1967. - Le complexe byssogène des Mollusques bivalves. Histochimie comparée des sécrétions chez Mytilus edulis L. et Pinna nobilis L. Bull. Soc. Linn. Normandie, 8, p. 308-332.

PUJOL J.P., 1970. - Le collagène du byssus de Mytilus edulis L. II. Etude autoradiographique de l'incorporation de 3 h-Proline. Z. Zellforsch. 104, p. 358-374.

PUJOL J.P., 1971. - Contribution à l'étude du complexe byssogène des Mollusques Bivalves. Le collagène du Filament de Mytilus. Thèse, Paris.

PYEFINCH K.A., 1945. - Cité par BROWN, 1952.

REAUMUR R.A.F. de, 1711. - Des différentes manières dont plusieurs animaux de mer s'attachent au sable, aux pierres et les uns aux autres, Histoire de l'Acad. Royale des Sciences, Paris, 1730, p. 114.

RUDALL K.M., 1955. - The distribution of collagen and chitin. Symp. Soc. Exptl. Biol., 9, p. 49-72.

SMYTH J.D., 1954. - A technique fot the histochemical demonstration of polyphenoloxydase and its application to egg-shell formation in helminths and byssus formation in Mytilus. Quart. J. micr. Sci., 95, p. 139-152.

TULLBERG T., 1877. - Ueber die Byssus des Mytilus edulis. Acta Regiae Societas Scientiatum Upsaliensis, série 3, vol. Extra ordinen editum, 18, p. 1.

TURCHINI J., et BROUSSY J., 1934. - Contribution à l'étude histologique de la glande byssogène des Lamellibranches. Bull. Soc. Zool. Fr., 59, p. 528.

- SUR L'OPERCULE DES PROSOBRANCHES.

AMOUZOU, 1968. - Etude anatomique, histologique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Nucella lapillus L. D.E.S. inédit.

FISCHER P., 1887. - Manuel de Conchyliologie. Savy édit., Paris.

FISCHER P.H., 1940. - Structure et évolution de l'épithélium de l'opercule chez Purpura lapillus L. Bull. Soc. Zool. Fr. 65, p. 199-204.

FLEISCHMANN A., 1932. - Vergleichende Betrachtungen über das Schalenwachstum der Weichtiere (Mollusca). II. Deckel (Operculum) und Haus (Concha) der Schnecken (Gastropoden). Z. Morph. Okol. Tiere, 25, p. 549-622.

GRASSET M., 1970. - Etude embryologique, anatomique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Buccinum undatum (L.) (Gastéropode Prosobranche). Dipl. Hautes Etudes, inédit.

HOUSSAY F., 1884. - Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. Arch. Zool. exp. Gén., 2, p. 271-288.

KESSEL E., 1942. - Uber Bau und Bildung des Prosobranchier-Deckels. Z. Morphol. Okol. Tiere, 38, p. 197-250.

LERCH, 1969. - Etude anatomique, histologique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Viviparus fasciatus (Müll.). D.E.S. inédit.

PRUVOT-FOL A., 1954. - Le bulbe buccal et la symétrie des mollusques. II. Arch. Zool. exp. gén., 91, p. 235-330.

VOVELLE J., 1967. - Histochimie : sur l'opercule de Gibbula magus (L.). Gastéropode Prosobranche : édification, nature protéique et durcissement par tannage quinonique. C.R. Acad. Sci. Paris, 264, p. 141-144.

VOVELLE J., 1969. - Elaboration de la matière operculaire chez Tricolia pullus (L.). Gastropoda prosobranchia. Malacologia 9, 1, p. 293-294.

VOVELLE J., 1969. - Demonstration Complexity of the opercular material in Astralium rugosum (L.). Proc. Malacol. Soc. London, 38, 6, p. 557.

VOVELLE J., 1969. - Données histochimiques et cytologiques sur l'élaboration de l'opercule chez les Turbinidae. Bull. Soc. Zool. Fr., 94, 3, p. 501.

VOVELLE J., 1970. - Etude embryologique, histologique et histochimique comparée de l'opercule, chez Neptunea antiqua, Buccinum undatum, et Nucelle lapillus. Actes Congrès Soc. Fr. Malacologie, Caen, 7-12 sept. 1970, Haliotis, n° 1 1970.

VOVELLE J., 1972. - Transfert du calcium à travers l'épithélium du repli operculigère d'Astrea rugosa (Turbinidae) d'après les méthodes histochimiques, histoenzymologiques, ultrastructurales et autoradiographiques ; sous presse in Malacologia.

- SUR LE PERIOSTRACUM ET LA COQUILLE :

ABOLINS-KROGIS A., 1958). - The morphological and chemical characteristics of organic crystals in the regenerating shell of Helix pomatia. Acta Zool. Stockholm, 39, p. 19-38.

ABOLINS-KROGIS A., 1961. - The histochemistry of the hepatopancreas of Helix pomatia (L.) in relation to the regeneration of the shell. Arkiv Zool., 2, 13 p. 159, 202.

ABOLINS-KROGIS A., 1963. - The histochemistry of the mantle of Helix pomatia (L.) in relation to the repair of the damaged shell. Arkiv Zool. 15, p. 461-474.

BEEDHAM G.E., 1954. - Properties of the non-calcareous material in the shell of Anodonta cygnea. Nature, 174, p. 150.

BEEDHAM G.E. 1958a. - Observations on the mantle of the Lamellibranchia. Quart. J. Microscop. Sci., 99 p. 181-197.

BEEDHAM G.E., 1958b. - Observations on the non-calcareous component of the shell of the Lamellibranchia. Quart. J. Microscop. Sci., 99, p. 341-357.

BEEDHAM G.E., 1965. - Repair of the shell in species of Anodonta Proc. Zool. Soc. London, 145, p. 107-124.

BEEDHAM G.E. & OWEN G., 1965. - The mantle and shell of Solemya parkinsoni (Protobranchia : Bivalvia). Proc. Zool. Soc. London, 144, p. 405-430.

BEVELANDER G., and BENZER P., 1948. - Calcification in marine molluscs. Biol. Bull. 94 p. 176-183.

BEVELANDER G., 1952. - Calcification in molluscs. III. Intake and deposition of Ca^{45} and P^{22} in relation to shell formation. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, 102, p. 9-15.

BEVELANDER G., 1953. - Interrelations between elaboration and calcification in molluscs. Anat. Rec., 117, p. 568-569.

BEVELANDER G., and NAKAHARA H., 1967. - An electron microscope study of the formation of the periostracum of Macrocallista maculata. Calc. Tiss. Res. 1, p. 55-67.

BEVELANDER G., AND NAKAHARA H. 1969. - An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shell of certain molluscs. Calc. Tiss. Res., 3, p. 84-92.

BEVELANDER G., and NAKAHARA H., 1970. - An electron microscope study of the formation of the periostracum of a gasteropod, Littorina littorea. Calc. Tiss. Res., 5, p. 1-12.

BOGGILD O.B., 1930. - The shell structure of the molluscs. K. danske Vidensk. Selks. Skr. (9), p. 235-326.

DIGBY P.S., 1968. - The mechanism of calcification in the molluscan shell. Symp. Zool. Soc. Lond., 22, p. 93-107.

GOSTAN G., 1966. - Aspects cycliques de la morphogenèse de la coquille de Rissoa parva Da Costa (Gastéropode Prosobranche). Vie et Milieu, 17, 1A, p. 9-107.

GREGOIRE C., 1957. - Topography of the organic components in mother-of-pearl. J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, p. 797-808.

GREGOIRE C., 1960. - Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl especially in pelecypods (part 1). Bull. inst. roy. Sci. nat. Belg., 36, n° 23, p. 1-22.

GREGOIRE C., 1961a. - Structure of the conchiolin cases of the prisms in Mytilus edulis Linné. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, p. 395-400.

GREGOIRE C., 1961b. - Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes de coquilles de mollusques. Bull. inst. roy. sci. nat. Belg., 37, n° 3, p. 1-34.

GREGOIRE C., DUCHATEAU G., et FLORKIN M., 1955. - La trame protidique des nacres et des perles. Ann. Inst. Océanogr., Paris, N.S., 31, p. 1-36.

GUARDABASSI A., et PIACENZA M.I., 1958. - Le manteau de l'escargot Helix pomatia. Etude cytologique et histochimique. Arch. Anat. microscop. et morphol. exptl., 47, p. 25-46.

HILLMAN R.E., 1961. - Formation of the periostracum in Mercenaria mercenaria. Science, 134, p. 1754-1755.

ISTIN M., 1970. - Rôle du manteau dans le métabolisme du calcium chez les Lamellibranches. B.I.S.T. Commissariat à l'énergie atomique, p. 53-80.

JODREY L.H., 1953b. - Studies on shell formation. III. Measurement of calcium deposition in shell and calcium turnover in mantle tissue using the mantle-shell preparation and Ca^{45}. Biol. Bull., 104, p. 398-407.

KADO Y., 1953. - On the scheme of the structure of the lamellibranchs. J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1, 14, p. 243-258.

KADO Y., 1960. - Studies on shell formation in molluscs. J. Sci. Hiroshima Univ., ser. B, div. 1, 19, p. 163-210.

KAWAGUTI S. and IKEMOTO N., 1962a. - Electron microscopy on the mantle of a bivalve Fabulina nitidula. Biol. J. Okayama, 8, 2, p. 21-30.

1962b. - Electron microscopy on the mantle of the bivalved gastropod. Biol. J. Okayama Univ., 8, 1-2, p. 1-20.

KAWAKAMI I.K., and YASUZUMI G., 1964. - Electron microscope studies on the mantle of the pearl oyster Pinctada martensii Dunker. Prelim. report. The fine structure of the periostracum fixed with permanganate. J. Electron Microscopy, 13, 3 p. 119-123.

KESSEL E., 1940. - Uber den feineren Bau des Mytiliden Periostracum erschlosen aus der Optik. Z. Morphol. Okol. Tiere, 36, p. 581-594.

KNIPRATH E., 1970. - Die Feinstruktur der Periostrakum grube von Lymnea stagnalis. Biomineralisation, 2, p. 24-37.

KNIPRATH E., 1971. - Die Feinstruktur des Drüsenpolsters von Lymnea stagnalis. Biomineralisation, 3, p. 1-11.

KNIPRATH E., 1971. - Cytochemische lokalisation von Kalzium im Mantelepithelium von Lymnea stagnalis (Gastropoda). Histochemie, 25, p. 45-51.

LOVE R., and FROMMHAGEN L.H., 1953. - Histochemical studies on the clam Mactra solidissima. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 83, p. 838-844.

MANIGAULT P., 1939. - Recherches sur le calcaire chez les mollusques. Phosphatase et précipitation calcique. Histochimie du calcium. Ann. Inst. océanogr., Paris, N.S., 18, p. 331-346.

MINGANTI A., and MANCUSO R., 1962. - Tyrosinase activity in embryos of Physa fontinalis. Acta Embryol. Morph. exp., 5, p. 199-205.

MOYNIER de Villepoix R., 1892. - Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. J. Anat. Physiol., Paris, 28, p. 461-518, 582-674.

NAKAHARA H., and BEVELANDER G., 1971. - The formation and growth of the prismatic layer of Pinctada radiata. Calc. Tiss. Res., 7, p. 31-45.

PETITJEAN M., 1965. - Structures microscopiques, nature minéralogique et composition chimique de la coquille des Muricidés (Gastéropodes Prosobranches). Importance systématique de ces caractères. Thèse, Fac. Sci., Paris, Ser. A, 44 93, n° 53 40.

RANSON G., 1966. - Substratum organique et matrice organique des prismes de la couche prismatique de la coquille de certains Mollusques Lamellibranches. C.R. Acad. Sci., Paris, 262, p. 1280-1282.

RAVEN C.P., 1946. - The development of the egg of Limnaea stagnalis L. from the first cleavage till the trochophore stage, with special reference to its chemical embryology. Arch. Néerl. Zool., 7, p. 353-434.

RAVEN C.P., 1952. - Morphogensis in Limnaea stagnalis and its disturbance by lithium. J. exp. Zool., 121, p. 1-78.

ROTH H., 1929. - Zur Kenntnis des Epithels und der Entwickelung der einzelligen Hautdrüsen von Helix pomatia. Z. wiss. Zool., 135, p. 357-427.

ROCHE J., RANSON G., and EYSSERIC-LAFON M., 1951. - Sur la composition des scléroprotéines des coquilles des Mollusques (conchiolines). C.R. Soc. biol., 145, p. 1474-1477.

SCHOFFENIELS E., 1951b. - Utilisation du radiocalcium pour l'étude de la diffusion et du remplacement du calcium au niveau des tissus de l'Anodonte. Arch. intern. physiol., 58, p. 469-472.

SIMKISS K., 1965. - The organic matrix of the oyster shell. Comp. Biochem. Physiol., 16, p. 427-435.

STOLKOWSKI J., 1951. - Essai sur le déterminisme des formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants (calcaires coquilliers). Ann. Inst. océanogr. Paris, N.S., 26, p. 1-113.

TAYLOR J.D., and KENNEDY W.J., 1969. - The influence of the periostracum on the shell structure of bivalve molluscs. Calc. Tiss. Res., 3, p. 274-283.

TIMMERMANS L.P., 1969. - Studies on shell formation in Molluscs. Netherlands Jour. Zool., 19, 4, p. 417-523.

TRAVIS D.F., FRANCOIS C.J., BONAR L.C., and GLIMCHER M.J., 1967. - Comparative studies of the organic matrices of invertebrates mineralized tissues. J. Ultrastruct. Res., 18, p. 519-550.

TRUEMAN E.R., 1950. - Quinone-tanning in the Mollusca. Nature, London, 165, p. 397.

TRUEMAN E.R., 1942. - The structure and deposition of the shell of Tellina tenuis. J. roy. micr. Soc., 62, p. 69-92.

TRUEMAN E.R., 1949. - The ligament of Tellina tenuis. Proc. Zool. Soc. London, 119, p. 719-742.

TRUEMAN E.R., 1950. - Observations on the ligament of Mytilus edulis. Quart. J. micr. Sci., 91, p. 225-234.

TRUEMAN E.R., 1951. - The structure development and operation of the hinge ligament of Ostrea edulis. Quart. J. micr. Sci., 92, p. 129-140.

TRUEMAN E.R., 1953. - The ligament of Pecten. Quart. J. micr. Sci., 94, p. 193-202.

TSUJII T., 1960. - Studies on the mecanism of shell - and pearl - formation in Mollusca. J. Fac. Fisheries Prefect. Univ. Mie, 5, p. 2-70.

WADA K., 1957a. - Electron microscope observations on the shell structures of pearl oyster (Pinctada martensii). II. Observations of the aragonite crystals on the surface of the nacreous layers. Bull. Nat. Pearl Research Lab., 2, p. 74-85.

WAELE A. de, 1930. - Le sang d'Anodonta cygnea et la formation de la coquille. Mém. Acad. r. Belg., Cl. Sci., 2 10, p. 1-51.

WAGGE L.E., 1951. - Amoebocytic activity and alkaline phosphatases during the regeneration of the shell in the snail Helix aspersa. J. exp. Zool., 120 p. 311-342.

WAGGE L.E., 1952. - Quantitative studies of calcium metabolism in Helix aspersa. J. exp. Zool., 120, p. 311-342.

WATABE N., WADA K., 1956. - On the shell structures of the Japanese pearl oyster, Pinctada martensii (Dunker) prismatic layer. Rept. Fac. Fisheries. Prefectural Univ. Mie, 2, n° 2, p. 227-232.

WATABE N., and WILBUR K.M., 1960. - Influence of the organic matrix on crystal type in molluscs. Nature, London, 188, p. 334.

WILBUR K.M., 1964. - Shell formation and regeneration. In : Wilbur K.M. and C.M. Yonge édit., Physiology of molluscs, vol. 1, p. 243-282, New-York Academic Press.

WILBUR K.M., and JODREY L., 1955. - Studies on shell formation. V. The inhibition of shell formation by carbonic inhibitors. Biol. Bull., 108, p. 359-365.

TABLE DES MATIERES

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 167-173 (1972)

LE TEST DE DAONELLA INDICA BITTNER

par S. FRENEIX*

Résumé :

Le test calcaire de Daonella indica, dont l'épaisseur est généralement de l'ordre de 50 à 100 microns, est de type microstructural nacro-prismatique. Le couche externe, orthoprismatique simple, était de nature originellement calcitique. Dans quelques prismes on observe de fines striations parallèles assimilables à des stries de croissance. La couche interne laminaire, bien que silicifiée, montre à l'examen au microscope électronique à balayage une densité de lamelles correspondant à celle de la nacre. Cette couche est traversée par des tubules.

Abstract :

The calcareous test of Daonella indica, whose thickness is generally of the order of 50 to 100 microns, belongs to the nacro-prismatic microstructural type. The outer layer, simple orthoprismatic, was originally calcitic. In some prisms fine parallel striations are abservable which can be interpreted as growth lines. The lamellar inner layer although silicified, shows in observation by the scanning electron microscope a density of lamellae corresponding to that of the nacre. This layer is traversed by tubules.

INTRODUCTION

Dans le Trias de la région d'Antalya (Turquie), en bordure méridionale du Taurus, ont été récoltés des spécimens de Daonella (Daonella) indica BITTNER (1). Ces valves, inclues dans une gangue schisto-argileuse rougeâtre, disposées à plat, en lits serrés superposés selon les zones de clivage des schistes, sont conservées à l'état de moules internes, externes ou d'empreintes, en majorité fragmentaires. Cependant, on trouve, plaqués à la surface des moules, des restes de test fossilisé.

---

* C. N. R. S. . - Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, Paris 5ème.

(1) Matériel de M.A. Kalafatçioglu (Institut M. T. A., Ankara), confié par M.L. Dubertret. Freneix S., 1972 - Daonella indica (Bivalvia) de la région d'Antalya (bordure sud du Taurus), Turquie. Microstructure du test. Notes et Mémoires Moyen-Orient, Mus. nat. Hist. nat., Paris, t. XIII, 11 p. 3 pl. (sous presse).

Daonella indica, suborbiculaire, dont le diamètre des spécimens observés n'excède guère 5 cm, est ornée de côtes plates rayonnantes au nombre d'une soixantaine, atteint à la suite de dichotomies successives ; les sillons intercostaux sont plus saillants à la face interne des valves que ne le sont les côtes à la surface externe.

Le test, très mince, à aspect de pellicule grisâtre, est à peu près entièrement silicifié. Malgré cette recristallisation, la microstructure reste observable ; on peut y reconnaître les deux types microstructuraux fondamentaux que l'on pouvait s'attendre à découvrir : le type prismatique simple et le type nacré.

Avant d'exposer nos résultats d'observation, nous indiquerons brièvement les caractéristiques connues de la microstructure du test des Pteriacea actuels et des Posidoniidae fossiles :

- Rappelons en effet, que Daonella, très proche d'Halobia, fait partie de la famille des Posidoniidae FRECH, 1903 (in Cox et Newell, 1969 . = Halobiidae KITTL, 1912), rattachée à la superfamille des Pteriacea.

- Daonella et Halobia, genres triasiques, sont issus incontestablement de Posidonia apparue au Carbonifère, hypothèse fondée à la fois sur l'ontogenèse au cours de laquelle Daonella et Halobia passent par un stade protoconque Posidonia et sur la phylogenèse montrant une gradation évidente de Posidonia vers les formes archaïques de Daonella (K. Ichikawa, 1958 P. Capoa-Bonardi, 1969).

I. Microstructure des Pteriacea actuels.

Les Pteriacea font partie du groupe nacro-prismatique défini par J.J. Oberling, 1964. Depuis l'utilisation du microscope électronique, de grandes précisions ont été apportées concernant les types microstructuraux prismatique et nacré (G. Grégoire, 1957, 1961) : mode de formation à partir des matrices organiques et des cristaux élémentaires, mode de croissance, variations, ont été particulièrement mis en lumière chez les familles vivantes des Pteriidae, Isognomonidae, Malleidae. La couche prismatique y est de type orthoprismatique simple, toujours calcitique avec, dans les prismes, de proéminentes stries de croissance transverses (J.D. Taylor, W.J. Kennedy et A. Hall, 1969). Les couches moyenne et interne sont aragonitiques de types nacré, séparées plus ou moins par la couche myostracale palléale, aragonitique, de type prismatique simple mais irrégulier.

II. Microstructure des Posidoniidae.

Des résultats anciennement acquis se rapportent à Halobia du Trias : Rothpletz (1892) signalait l'existence d'une couche externe prismatique et d'une couche interne laminaire dans un test d'épaisseur comprise entre 6 et 60 μ . P.S. Jefferies et P. Minton (1965) apportent davantage de précisions sur le test de Posidonia buchi (ROMER) du Jurassique (= Posidonia alpina et Posidonia ornati auctor). Elles sont relatives à l'épaisseur du test en fonction de la taille des valves et des deux couches qui le constituent, la couche externe prismatique calcitique, la couche interne laminaire nacrée, aragonitique.

III. Microstructure de Daonella indica.

Le test observé présente une gamme de variation d'épaisseur allant de 60 à 130 μ, sans qu'il soit possible de préciser les taux de variation en fonction de la taille ou en fonction des zo-

nes où les sections ont été pratiquées, en raison de l'état fragmentaire des spécimens. Dans les sections transversales on ne distingue que deux couches, la couche externe prismatique, la couche interne laminaire ; dans des sections radiales, une subdivision de cette dernière couche permettrait peut-être de reconnaître la couche moyenne et la couche interne, donc constituées d'un même type microstructural, la nacre, à l'origine, mais ici silicifiée.

1. La couche externe prismatique (fig. 1, 2, 3).

Observée en sections paraconcentriques et paratangentielles au microscope optique (en lumière polarisée, nicols croisés), cette couche présente une épaisseur variant de 25 à 50 μ . C'est une couche orthoprismatique simple. Les prismes, d'une largeur comprise entre 15 et 25 μ , sont disposés normalement à la surface externe de la couche. Les murs qui les séparent, noirs en lumière polarisée, sont verticaux et épais ; ils indiquent l'emplacement de la matrice organique qui séparait les unités individuelles des prismes ; en section tangentielle, le contour des prismes et de leur mur est régulier et pentagonal. Ces prismes sont, ou entièrement silicifiés, ou partiellement calcitiques. Certains sont parcourus par des striations parallèles, parfois horizontales, parfois obliques. La silicification diagénétique, pourrait-on supposer, a suivi l'emplacement des lamelles originelles horizontales de carbonate, préservant les espaces qui les séparaient correspondant aux feuillets de conchioline. Ce seraient, dans ce cas, des stries de croissance comparables à celles décrites par N. Watabe et K. Wada (1956) chez Pinctada martensi, ou par J.D. Taylor, W.J. Kennedy et A. Hall (1969, p. 37, pl. 7, fig. 1, 6) chez Electroma alacorvi. L'obliquité des stries dans certains prismes pourrait être attribuée à des déformations dues à la compaction exercée lors du métamorphisme des sédiments dans lesquels Daonella a été fossilisée.

De cette comparaison, il ressort que la couche externe de Daonella indica est de type prismatique simple, originellement calcitique.

2. La couche interne ou les couches moyenne et interne nacrées (fig. 1 à 5).

En section paraconcentrique, l'épaisseur de la couche interne ou des couches moyenne et interne paraît comprise entre 15 et 20 μ . Dans une section radiale où l'épaisseur atteint 75 μ , on peut apparemment distinguer une ligne médiane séparant deux couches mais aucune bande prismatique palléale ne s'y individualise. Dans ces couches la silicification est complète ; le minéral est de la calcédoine. Ces couches sont composées de lamelles parallèles très fines.

Une vérification de la disposition et de l'épaisseur des lamelles a été faite grâce à l'examen au microscope électronique à balayage (1) d'une partie fracturée de la face interne du test (fig. 4). Les lamelles d'une très grande régularité dans leur parallélisme, suivent le relief de la costulation interne. Leur épaisseur légèrement variable oscille autour de 0,2 μ ; leur espacement, un peu plus grand au niveau du dos des côtes, se resserre le long des pentes. Ces lamelles représentent très probablement en silice les feuilles initiaux de nacre, aragonitiques.

En section radiale, on décèle très nettement la présence de tubules (fig. 5) : ce sont

---

(1) Cette observation a été possible grâce à la collaboration de M.J.P. Loreau (Laboratoire de Géologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) à qui nous adressons nos vifs remerciements.

des perforations cylindriques de 2 à 7 μ de diamètre, perpendiculaires à la face interne de la couche interne, mais parfois un peu obliques, plus obliques dans la couche "moyenne". Elles traversent les deux couches ; il n'a pas été possible de voir si elles se continuaient dans la couche prismatique. Les tubules, de diamètre passablement élevé, pourraient être comparables au punctum des Brachiopodes, selon J.D. Hudson (1969), mais leur fonction biologique n'a pas encore été étudiée.

Remarque et conclusion.

Le test de Daonella (Daonella) indica BITTNER ne diffère pas dans la composition microstructurale globale de celui des Ptericea vivants.

Mentionnons que les résultats d'une étude de microstructure de test fossile tels que ceux qui viennent d'être exposés, peuvent apporter des données dans l'interprétation de microfaciès. Par exemple A.S. Horowitz et P.E. Potter ont figuré, dans leur ouvrage sur la pétrographie des fossiles, des sections de grandes coquilles costulées apparaissant dans un microfaciès du Trias de Roumanie (1971, pl. 38, fig. 1). Il s'agit très vraisemblablement d'Halobiinae, et, selon les interprétations paléoécologiques auxquelles a donné lieu ce groupe triasique de Lamellibranches, on est en droit d'envisager un faciès de paléosubstrat meuble, d'hydrodynamisme faible, de conditions bathymétriques marines voisines de celles de l'étage circalittoral.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CAPOA-BONARDI P. de, 1969.- Le Daonelle e le Halobie della serie calcareo-silico-marnosa della Luciana (Appennino meridionale). Studio paleontologico e biostratigrafico. Boll. Soc. Nat. Napoli Mem. Suppl., n° 78, 127 p., 20 fig., 18 pl.

GREGOIRE C., 1957.- Topography of the organic components in mother-of-pearl. J. biophys. biochem. Cytol., Baltimore, vol. 3, p. 797-808, 1 fig.

GREGOIRE C., 1961.- Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes de coquilles de Mollusques. Bull. Inst. Sci. nat. Belg. vol. 37, n° 3, 34 p., 10 pl.

HOROWITZ A.S. et POTTER P.E., 1971.- Introductory Petrography of fossils. 96 p., 28 fig., 17 tabl., 100 pl. Springer-Verlag édit., Berlin, Heidelberg, New-York.

HUDSON J.D., 1969.- Tubules in bivalve shells. (Symposium). Proceed. Malacol. Soc. London, vol. 38, part 6, p. 549.

ICHIKAWA K., 1958.- Zur Taxionomie und Phylogenie der triadischen "Pteriidae" (Lamellibranch). Palaeontographica, Bd. 111, Abt. A, p. 131-214, pl. 21-24.

JEFFERIES P.S. et MINTON P., 1963. - The mode of life of two jurassic species of "Posidonia" (Bivalvia). Palaeontology, vol. 8, part I, p. 156-185, 1 pl.

ROTHPLETZ A., 1892. - Die Perm, Trias und Juraformation auf Timor und Roti in indischen Archipel. Palaeontographica, Bd. 39, p. 57-106, 7 fig., pl. 9-14.

TAYLOR J.D., KENNEDY W.J. et HALL A., 1969. - The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. Nuculacea-Trigoniacea. Bull. British Museum (Natural Hist.), suppl. 3, 125 p., 77 fig., 29 pl.

TABLE DES MATIERES

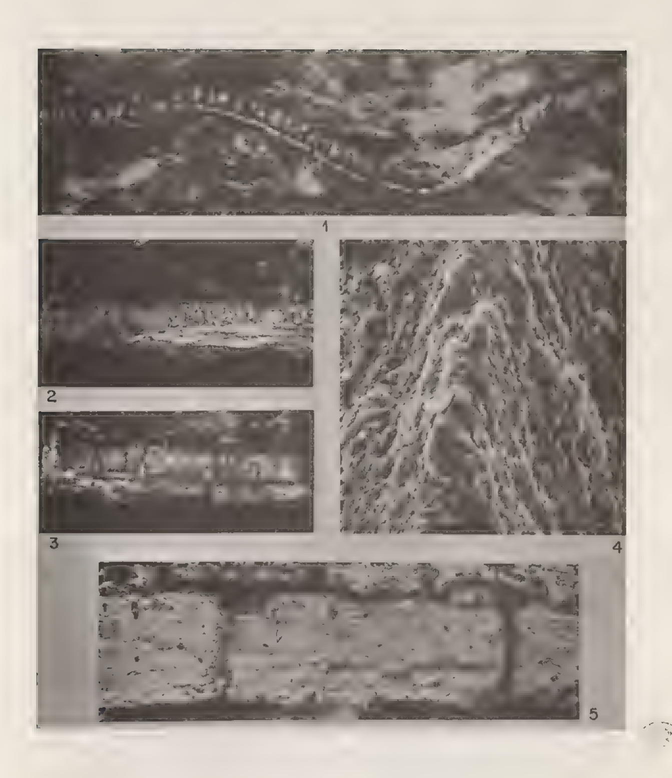
PLANCHE 1

Fig. 1 - Section paratransversale. Couches externe prismatique et interne laminaire. x 120. Cliche Serrette.

Fig. 2 et 3 - Sections transversales. Striations dans les prismes. x 335. Cliché Lafuste.

Fig. 4 - Surface de la couche interne fracturée, au niveau d'une côte interne (bord palléal en haut), vue au microscope électronique à balayage. x 500. Cliché Loreau (n° 4811).

Fig. 5 - Section radiale dans les couches moyenne et interne ; deux tubules les traversent. x 335. Cliché Lafuste.


1
2
3
4
5



Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 175-178 (1972)

RELATIONS RESPIRATION-TRAVAIL DU COEUR ISOLE D'*HELIX POMATIA* L. ET LEURS MODIFICATIONS SOUS L'EFFET DU CALCIUM.

par J.-P. HEROLD *

Résumé :

Les solutions hypercalciques maintiennent la corrélation linéaire entre la consommation d'oxygène et le travail du coeur, en diminuant simultanément ces deux paramètres.

Abstract :

Calcium-rich solutions maintain linear correlation between oxygen consumption and work of the isolated heart, by lowering the two parameters in the same ratio.

° °
°

L'importance du calcium dans les manifestations de l'automatisme cardiaque a été démontrée par A. Jullien et Coll., D.H. Paul, sur le ventricule isolé de l'Escargot. Les solutions hypercalciques provoquent une augmentation de l'amplitude des systoles qui s'accompagne d'une baisse du tonus et d'une diminution de la fréquence cardiaque (R.F. Burton). Nous avons précisé l'évolution de ces différents paramètres et exprimé les résultats de façon globale sous forme d'une évaluation numérique du travail du coeur. Connaissant par ailleurs les effets du calcium sur les échanges respiratoires du tissu myocardique (J.P. Herold) le but de cette étude est de mettre en évidence les corrélations possibles entre les résultats respirométriques et le travail du coeur isolé perfusé par des solutions minérales isotoniques, à teneur en calcium variable.

Technique.

Le coeur isolé est perfusé sur canule de Straub dont l'extrémité est introduite dans un microrespiromètre qui permet d'évaluer à la fois l'importance des échanges respiratoires et la valeur de l'ondée sistolique, par le déplacement d'un index liquide dans un tube semi-capillaire gradué. On dispose d'une variable que l'on modifie expérimentalement : la pression de liquide dans la canule, exprimée en cm d'eau, qui permet d'imposer au coeur des conditions d'activité stables et connues. Le travail est alors exprimé en g/cm/mn par la relation : $T = V \times p \times f$.

---

* Laboratoire de Physiologie animale, Faculté des Sciences et des Techniques La Bouloie, 25 030 - Besançon.

où V = volume de l'ondée systolique en microlitres

p = pression en centimètre d'eau

f = fréquence des systoles par minute

Simultanément les échanges respiratoires sont évalués en microlitres par heure et par organe, perfusé par du Ringer et des solutions hypercalciques dont le rapport moléculaire est de Na/Ca = 10 et Na/Ca = 2.

Résultats.

Lorsque la solution de perfusion est du Ringer dont la concentration en Ca est de 6mEq/1, l'élévation de pression intraventriculaire de 2 à 6 cm d'eau fait passer le travail de l'organe de 0,530 à 3,5 g/cm/mn , soit une augmentation de 6,6 fois.

Quand la concentration en Ca passe à 47 puis 158 mEq/l, la même augmentation de travail n'est plus respectivement que de 5,4 et 5,1 fois. Les solutions hypercalciques provoquent donc une diminution sensible du travail du coeur. Les résultats respirométriques mettent en évidence une action similaire des effets du Ca sur les échanges gazeux du myocarde. Le tableau suivant exprime, pour des concentrations de Ca croissantes, les valeurs moyennes du travail et de la consommation d'O_2 du coeur, au cours de l'augmentation de pression intraventriculaire.

P cm H_2O	Ca = 6 mEq/l		Ca = 47 mEq/l		Ca = 158 mEq/l	
	T	IR	T	IR	T	IR
2	0,528	12	0,440	9,5	0,323	6,5
4	1,640	18	1,330	14,5	0,976	12,2
6	3,500	26	2,407	21	1,660	20,5

T en g/cm/mn IR en μ l/h/coeur.

Graphiquement il apparaît une corrélation linéaire entre la consommation d'O_2 et le travail du coeur pour la solution équilibrée contenant 6 mEq/l de Ca. Cette corrélation reste linéaire pour les solutions hypercalciques : travail et respiration évoluent dans le même sens : diminution qui, à la limite, évolue vers un arrêt du coeur en diastole et une respiration résiduelle d'environ 5 μ l/h/coeur.

Conclusions.

Il existe une relation linéaire entre le travail et la consommation d'O_2 du coeur isolé d'Helix. L'augmentation de la concentration du calcium conserve cette relation en diminuant à la fois l'activité contractile du coeur et les échanges respiratoires. Cependant à pression intraventriculaire constante et à consommation d'O_2 égale, le travail du coeur diminue au contact des solutions hypercalciques traduisant une baisse de l'excitabilité des structures contractiles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BURTON R.F., LOUDON J.R., 1972.- The antagonistic actions of calcium and magnesium on the superfused ventricle of the snail Helix pomatia. J. Physiol. 220, p. 363-381.

HEROLD J.-P., 1966.- Consommation d'oxygène et travail du coeur isolé d'Escargot Helix pomatia. C.R. Soc. Biol. 160, n° 7, p. 1142-1445.

JULLIEN A., RIPPLINGER J., JOLY M., et CARDOT J., 1960.- Rôle et importance du calcium dans la manifestation de l'activité cardiaque chez Helix pomatia. C.R. Soc. Biol. 154, n°2, p. 376-378.

PAUL D.H., 1961.- Effects of Calcium on the spontaneous contractions of the isolated ventricle of the snail Helix pomatia. Experientia 17, n° 7, p. 310-312, 3 fig.

TABLE DES MATIERES

Pages

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 179-185 (1972)

LA STRUCTURE DU TEST ET SON ALTERATION CHEZ LES PHYLLOCERATIDAE DU GENRE CALLIPHYLLOCERAS

par B. JOLY *

Résumé :

La structure du test des Phylloceratidae est assez mal connue, aussi son étude est-elle entreprise à l'aide de lames minces. L'analyse du test de Calliphylloceras malayanum (Boehm) montre que, chez cette Ammonite, le test est formé de trois couches principales. Malgré son aspect plissé, la couche moyenne du test n'est pas l'homologue de la "couche ridée" (ou wrinckle-layer des auteurs de langue anglaise) que l'on rencontre chez les Ammonoidea paléozoïques.

Un exemple d'altération de la couche moyenne, la plus complexe des couches du test, est décrit ; il semble être en corrélation étroite avec la possibilité d'un mode de vie néritique chez les Ammonites du genre Calliphylloceras.

Abstract :

The structure of the test of the Phylloceratidae is not very well known, consequently the study of the structure is performer with thin sections. The analysis of the test of Calliphylloceras malayanum (Boehm) proves that the test of this Ammonite is composed of three main layers. In spite of its wrinckled aspect, the middle layer of the test is not the homologue of the "wrinckle-layer" (quoted by English-Speaking scientists) found among the paleozoic Ammonoidea.

An example showing the altération of the most complex layer (the middle layer) is described ; it seems to be closely associated with the possibility of neritic life among the Ammonites of the Calliphylloceras genus.

° °
°

Les travaux portant sur la structure du test des Phylloceratidae sont, à ma connaissance, peu nombreux. Parmi les auteurs ayant décrit la structure du test de ces Ammonites on peut citer : Oppel (1856, p. 373 description du test d'A. heterophylloïdes), Neumayr (1871, p. 331 description plus détaillée du test d'A. heterophylloïdes), et surtout Boehm (1907, p. 21 belle description du test de P. malayanum). De ces travaux il ressort que le test des espèces citées est formé de plusieurs couchez, trois pour A. heterophylloïdes, quatre pour P. malayanum. A priori il peut paraître étonnant

* 8, rue de Garambault - 45190 - Beaugency.

que deux espèces très voisines, rangées actuellement dans le genre Calliphylloceras, puissent avoir un test de structure différente. Les auteurs précédemment cité ont, pour compter les couches du test, utilisé des Ammonites dont les couches étaient exfoliées. Cette méthode présente l'inconvénient de laisser une incertitude sur le nombre réel des couches. Ainsi, en l'utilisant à titre d'exemple sur une Ammonite de même espèce que celle étudiée par Boehm, j'ai trouvé cinq couches nettement individualisées (Calliphylloceras malayanum, fig. 1 et 2, pl. I). Ce résultat en désaccord avec les observations de Boehm, m'a amené à entreprendre l'étude microscopique de la structure du test des Phylloceratidae. La présente étude donne quelques résultats concernant le genre Calliphylloceras.

I. Structure du test de Calliphylloceras malayanum (Boehm).

Cette étude a été réalisée dans le test de l'exemplaire n° 473 - 3, collection de M. Collignon (fig. 3 et 4, pl. I). On peut admettre que le test de C. malayanum est formé de trois couches principales :

1 - couche interne, épaisseur 1/12 de mm. (peut-être couches 1 et 2 des fig. 1 et 2).

2 - couche moyenne, épaisseur 1/6 mm. (couches 3 et 4 ?)

3 - couche externe, épaisseur 1/12 de mm. (couche 5 ?).

La couche moyenne est la plus épaisse, ce qui s'observe déjà chez les Ammonidea paléozoïques (Miller A.K., Furnish W.M., et Schindewolf O.H., in Moore 1957, p. L 12. La couche interne est formée de trois sous-couches, l'une interne mince et colorée, les deux autres incolores plus épaisses, à surfaces légèrement onduleuses s'engrenant l'une dans l'autre. La couche moyenne, la plus complexe, est formée de deux sous-couches fortement plissées (visibles seulement sur un pli bien conservé, voir fig. 3 et 4, pl. I). Vers l'intérieur, les creux des plis sont remplis d'une substance incolore (calcite ?) et, vers l'extérieur, d'une substance brun-rouge (oxydes de fer ?). L'allure des plis est remarquable par leur dissymétrie : l'un des flancs est incliné à peu près à 45°, son sommet est légèrement aplati, l'autre flanc est arrondi et sa concavité est tournée vers l'intérieur du pli. Mais cette structure n'est pas constante, et, à d'autres endroits de la lame mince, on observe des plis symétriques. La zone brun-rouge est irrégulière mais généralement localisée dans la partie externe de la couche moyenne. La couche externe est formée de deux sous-couches, l'une interne épaisse et incolore à d'autres endroits de la lame mince).

Les cloisons (fig. 3 et 4, pl. I) apparaissent compactes, aucune structure n'y est visible ; elles sont donc de constitution plus simple que le test. Chez Speetoniceras versicolor (Traut.), Reyment (1956, p. 102 et 103, fig. Ia, Ib) indique que le coquille est formée de cinq couches principales, tandis que les cloisons n'ont que trois couches, elles sont donc aussi plus simples que le test.

La structure du test de C. malayanum fait curieusement penser à celle du carton ondulé, une couche ondulée entre deux couches pratiquement planes. On peut supposer que cette structure renforçait la solidité du test, on sait que chez les Phylloceratidae le test est assez mince.

De nombreux auteurs ont décrit une "couche ridée" (= Runzelschicht ou wrinckle-layer) chez les Nautiloidea et Ammonoidea paléozoïques (Barrande 1865-77, Foord et Crick 1897, Senior 1971, etc...). Récemment Senior (1971, p. 108-113) a retrouvé cette structure chez deux familles d'Ammonites jurassiques, les Graphoceratidae et les Perisphinctidae. Elle consiste, le plus généralement, en une couche d'aspect ridé ou granuleux. On trouvera dans les travaux des auteurs précédemment citées de bonnes descriptions et illustrations de la "couche ridée", Barrande (1867 nombreuses citations p. 23, 137, 200 par exemple), Barrande (1877, définition des "épidermides" p. 1189), Senior (1971, pl. 14, fig. 1 à 6). A cette brève liste on peut ajouter House (1965, pl. 8, fig. 68, 69, 71, 72 ;

pl. 9, fig. 78, 79). La question se pose de savoir si la couche plissée que nous avons observée dans le test de C. malayanum est l'homologue de la "couche ridée" des auteurs précédents. A ce sujet, il convient de noter que les stries du test des Calliphylloceras ont toujours été considérées comme une ornementation ; ce n'est pas le cas de la "couche ridée". D'autre part il n'est pas douteux que les plis de la couche moyenne correspondent aux stries, la lame mince ayant été réalisée à peu près perpendiculairement à la striation (trait noir, pl. I, fig. 1).

A propos de l'ornementation du test des Calliphylloceras il me paraît utile d'attirer l'attention sur un fait curieux, le resserrement des stries que l'on observe après chaque bourrelet ventral (pl. I, fig. 9). Il y a donc deux rythmes parallèles, celui des bourrelets et celui des stries qui suggèrent un ralentissement périodique de la croissance. Aucune remarque de ce genre ne semble avoir été faite à propos de la "couche ridée".

Il est généralement admis que le "couche ridée" des fossiles correspond à l'épiderme noir du Nautile (= "black layer" Foord et Crick 1897, p. XX) ou à la couche nacrée (voir à ce sujet Senior 1971, p. 111-112, pl. 14, fig. 6 et 7), couches qui ne sont pas situées dans la partie moyenne du test. Pour cette raison, et pour ce qui a été dit plus haut, je pense que chez les Calliphylloceras la "couche ridée" ne peut être la zone plissée de la couche moyenne du test. La couche n° 3 (pl. I, fig. 4) pourrait être l'homologue de la "couche ridée", sans en avoir l'aspect granuleux. Il est vrai que, même chez le Nautile actuel, ce caractère peut être d'observation difficile, donc à plus forte raison chez les fossiles où la fossilisation peut ne pas avoir conservé une structure aussi délicate.

II . Altération du test des Calliphylloceras.

Il me semble intéressant de décrire une altération du test assez fréquente chez les Calliphylloceras. Dans les gisements malgaches, du Bathonien supérieur à l'Oxfordien supérieur, la fréquence de l'altération représente 3,4 % des Ammonites étudiées. Drouchtchine (1954, p. 110-112) a signalé un cas apparemment semblable chez Phylloceras velledae du Crétacé de Crimée. J'ai choisi pour la description de cette altération Calliphylloceras cf. nilssoni (Héb.) du Toarcien de St. Romain dans le Rhône (n° 10 044, Faculté des Sciences de Lyon).

Le test de l'Ammonite présente deux brisures X1 et X2, leur observation est facilitée par le très bon état de conservation de la couche moyenne du test (pl. I, fig. 5-9). La brisure X1, recouverte par le dernier tour est peu visible. Par contre la brisure X2, située peu après le troisième bourrelet du dernier tour, est entièrement visible et sépare deux régions à striation de styles différents. En arrière de la brisure la striation est fine, falciforme sur les flancs, proverse sur le bord siphonal (pl. I, fig. 5). En avant la striation est anormale et suit, en atténuant ses reliefs, la ligne X2. En outre les premières stries sont anastomosées ce qui ne se rencontre pas chez les stries normales. Sur le flanc droit il s'est formé un éclat de test anguleux en avant duquel les stries sont rebroussées et comprimées (P, pl. I, fig. 6 à 8). La striation redevient normale après la formation de trente nouvelles stries environ.

En conclusion, l'étude de C. cf. nilssoni met en évidence une perturbation dans la striation. Cette perturbation s'atténue peu à peu et disparaît, elle est causée de façon certaine par une brisure de la coquille. La cicatrisation de la coquille prouve que l'animal a survécu à la blessure, et, que celle-ci s'est très probablement produite au niveau de la loge d'habitation.

On peut s'interroger sur la cause de la cassure. Les Ammonites présentant ce type de cassure ont été trouvées dans des formations presque identiques. A Madagascar, le plus souvent, dans des calcaires à oolithes ou pseudolithes ferrugineuses, et toujours dans des couches à caractère néritique accusé. C. cf. nilssoni provient du Toarcien de St. Romain, et de Riaz (1906, p. 622) admet

que ce Toarcien s'est déposé dans la zone néritique. On a exploité dans cet étage un minerai de fer oolithique. Il y a là un ensemble de coïncidences qui ne sont probablement pas fortuites, les conditions paléoécologiques ont été les mêmes pour toutes ces Ammonites, les cassures ont certainement été provoquées par les mêmes causes. On peut penser, par exemple, à un mode de vie en milieu marin agité par les vagues.

III . Conclusion.

Une étude d'ensemble de la structure du test des Phylloceratidae pourrait contribuer à une meilleure connaissance de leurs affinités avec les autres familles d'Ammonidea paléozoïques et secondaires. A cet égard les recherches sur la "couche ridée" pourraient être fructueuses. Quant aux altérations du test elles pourraient donner de précieux renseignements sur le mode de vie de ces Ammonites.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARRANDE J., 1865-77. - Système Silurien du centre de la Bohême, 1ère partie, Recherches paléontologiques, vol. 2 Classe des Mollusques, Ordre des Céphalopodes. Prague.

BOEHM G., 1907. - Beiträge zur Geologie von Niederländisch-Indien, 3 - Oxford des Wai-Galo. Palaeontographica suppl. IV, p. 1-120, pl. 1-31.

DROUCHTCHINE V.V., 1954. - Altération in vivo de la coquille des Ammonites du Crétacé inférieur. Priroda n° 1, traduction B.R.G.M. n° 982, p. 110-112, 4 fig.

FOORD A.H., CRICK G.C., 1897. - Catalogue of the Fossil Cephalopoda in the British Museum (N.H.) - part III, Bactridae, Ammonoidea, London, p. XX.

HOUSE M.R., 1965. - A study in the Tornoceratidae : the succession of Tornoceras and related genera in the North American Devonian. Philosophica Transactions of the Royal Society of London, n° 763, vol. 250, ser. B, p. 79-130, pl. 5-11.

MILLER A.K. FURNISH W.M., & SCHINDEWOLF O.H., 1957. - Paleozoic Ammonoidea. In Treatise on Invertebrate Paleontology R. C. Moore, Part L, p. L 11 - L 12, 123 fig.

NEUMAYR M., 1871. - Jurastudien 3 - Phylloceraten der Dogger und Malm. Jahrbuch der K.K. Reichsanstalt, t. 21, Wien, p. 297-378, pl. 12-17.

OPPEL A., 1856. - Die Juraformation Englands, Frankreichs und Südwestlichen Deutschlands. Stuttgart, 857 p., 1 carte.

REYMENT R., 1956. - Über den Bau von Speetoniceras versicolor (Traut.) aus dem Neokom Ruszlands. Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie, Heft 2, Abt. B, Stuttgart, p. 101-105, 4 fig.

RIAZ A. de, 1906. - Note sur le Toarcien de la Région lyonnaise et de Saint-Romain-au-Mont-d'Or. Bull. Soc. Géol. Fr., 4ème série, t. 6, p. 607-625.

SENIOR J.R., 1971. - Wrinckle-layer structures in Jurassic Ammonites. Palaeontology, vol. 14, part I, London, p. 108-113, 2 fig. dans le texte, 1 tabl., pl. 13-14.



PLANCHE I

Fig. 1 - Calliphylloceras malayanum (Boehm), n° 473 - 3, collection de M. Collignon, provenant du Ravin d'Andangonvato I, Manera (Madagascar), Argovien moyen. Cet exemplaire montre une belle exfoliation du test (couches 1 à 5), la gangue a été utilisée pour réaliser la lame mince de la fig. 3 à l'emplacement du trait noir. Plus grand diamètre : 6,9 cm.

Fig. 2 - Le même exemplaire que fig. 1 en vue dorsale, la striation du test est bien visible (couche moyenne), un peu agrandie.

Fig. 3 - Lame mince dans la gangue de l'exemplaire des fig. 1 et 2. x 52,6

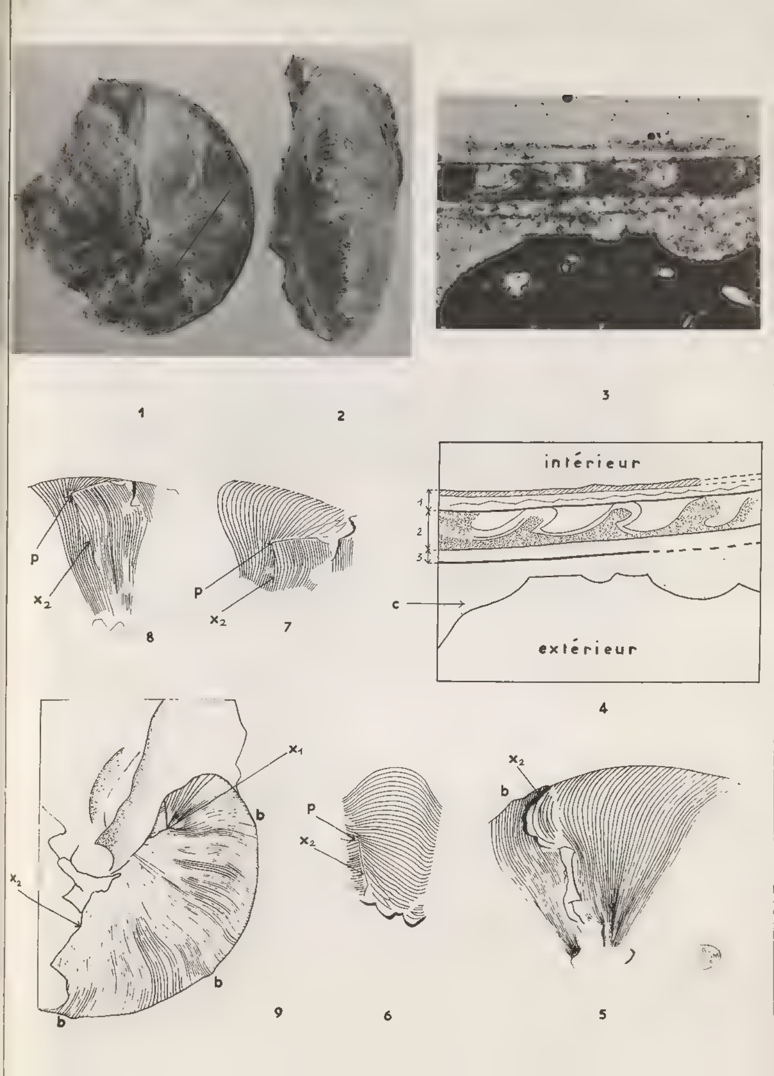
Fig. 4 - Schéma interprétatif de la fig. 3, I - couche interne, 2 - couche moyenne, 3 - couche externe, c - cloison du dernier tour appuyé sur le test du tour précédent. x 52,6

Fig. 5 - Calliphylloceras cf. nilssoni (Héb.), n° 10 044, collection Faculté des Sciences de Lyon St. Romain (Rhône), Toarcien, b - bourrelet ventral, XI et X2 - brisures du test. x 1,7

Fig. 6 - Le même exemplaire que fig. 5 en vue dorsale, P - pointe de l'éclat du test. x 1,7

Fig. 7 et 8 - Le même exemplaire vue sur le flanc droit. x 1,7

Fig. 9 - Le même exemplaire vu sur le flanc gauche (comme fig. 5) montrant la position des deux brisures du test et le resserrement des stries après les bourrelets ventraux. x 1,35


1
2
3
intérieur
1
2
3
c
extérieur
4
p
x_2
8
p
x_2
7
x_1
b
x_2
b
b
9
p
x_2
6
x_2
b
5

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 187-190 (1972)

COMPARAISON DU BOURRELET PALLEAL POSTERIEUR ET DU DISQUE OPERCULIGERE CHEZ OCINEBRA ERINACEA L., GASTROPODE PROSOBRANCHE

par F. MASCHINO
et J. VOVELLE*

Résumé :

Chez Ocinebra erinacea, la comparaison par des voies histologiques et histochimiques du repli operculaire antérieur qui élabore l'opercule et sa lamelle hyaline, et du bourrelet palléal postérieur qui élabore le periostracum et la couche prismatique de la coquille, souligne la ressemblance de deux structures topographiquement voisines, présentant des replis et des sillons caractéristiques et secrétant symétriquement une matière protéique durcie par un tannage quinonique auquel participent des peroxydases.

Abstract :

In Ocinebra erinacea, the comparison through histological and histochemical ways of the anterior opercular fold elaborating the operculum and its hyaline lamella and the posterior palleal fold elaborating the periostracum and the prismatic layer of the shell, points out two closely related structures which present characteristic grooves and which secrete symetrically proteins hardened by a quinonic tanning implying peroxydases.

° °
°

Une série de travaux récents a démontré que l'opercule des Prosobranches est formé par une scléroprotéine homogène durcie par tannage quinonique (Vovelle, 1967 ; Amouzou, 1968 ; Lerch, 1968 ; Grasset, 1970 ; Vovelle, 1970, 1971) et un diagnostic identique a été posé à propos du périostracum des Mollusques par divers auteurs (Brown, 1950 ; Beedham, 1954, 1965 ; Trueman, 1950 ; Hillman, 1961 , Timmermans, 1969 entre autres). La comparaison peut-elle se poursuivre au niveau des tissus qui les élaborent ?

---

* Histologie et Cytologie des Invertébrés marins, Université de Paris 6, bât. A, 3ème ét., 7, quai Saint-Bernard, 75 - PARIS Vème.

La genèse de l'opercule et du périostracum, la disposition histologique et les caractères histochimiques des territoires secrétoires, ont été étudiés dans cette perspective chez le Prosobranche marin Ocinebra erinacea dont les téguments peu pigmentés facilitent l'examen.

Caractères originaux du disque operculigère :

Du point de vue anatomique et histologique, l'opercule d'Ocinebra est une variante très proche de celui de Nucella lapillus. Une "lamelle hyaline" cuticulaire, dont on reconnaît la double stratification, apparaît au fond de la gouttière operculaire comme une mince pellicule, et se trouve épaissie par la sécrétion des cellules hautes ("principales") de l'épithélium supérieur pour devenir la couche principale. Des couches adventives (4) se déposent à sa face interne, tout comme le vernis élaboré par la languette caudale.

Sur le plan histochimique, la matière operculaire révèle une composition homogène = elle est constituée quelle que soit la couche considérée par une protéine tannée dont la nature est assurée par les réactions spécifiques des protéines aromatiques (vert malachite, bleu de bromophénol, réactions argentaffine et chromaffine) et de la composante oxydasique (incubation au catechol ou à la Dopa, recherche des peroxydases). Ces tests, de même que la recherche du RNA par la méthode de Unna-Brachet définissent une zonation de l'épithélium secrétoire, comparable à celle de Nucella, et donc moins marquée que chez Neptunea ou Buccinum. La face inférieure, externe, de la gouttière est seule concernée par la présence de mucocytes (ce qui écarte toute composante polysaccharidique de la matière operculaire proprement dite) en rapport avec la localisation principale de la polyphénoloxydase. Concurrentiellement à cette dernière, le système peroxydasique mis en évidence a une répartition plus généralisée.

Caractères originaux du bourrelet palléal :

Du point de vue anatomique et histologique, le bourrelet palléal d'Ocinebra est caractérisé par la présence d'un sillon supra-marginal et de glandes situées en profondeur à son niveau, marquant la frontière d'un repli homologue au "repli externe" des Lamellibranches. Cette limite peut être effacée (cf. Littorina, Bevelander 1970) ou présente (cf. Limnea stagnalis Timmermans 1969, Kniprath 1971) chez les Gastéropodes. Les massifs de cellules glandulaires profondes, piriformes, dont les débouchés s'associent en faisceaux rappellent les formations décrites chez Littorina, même si elles sont moins diversifiées. Elles n'ont pas l'organisation des glandes tubuleuses décrites par Beedham et Owen chez Solemya parkinsoni mais s'en rapprochant par la présence d'une composante lipidique de la sécrétion.

Sur le plan histochimique, l'évidence du tannage quinonique est démontrée là aussi par la présence de protéines aromatiques et d'oxydases ; l'absence de polyphénols libres alcoolosolubles indique qu'il s'agit encore probablement d'un autotannage. La coexistence de deux systèmes oxydasiques impliqués dans ce processus est établie : polyphénoloxydase et peroxydase interviennent simultanément sans se confondre, car si la Dopa-réaction peut résulter éventuellement d'une activité peroxydasique (Timmermans), dans le cas d'Ocinebra, l'inhibiteur spécifique des oxydases cuivriques, le Diéthyldithiocarbamate, la supprime. La sécrétion de la protéine tannée concerne la fraction organique superficielle de la coquille, élaborée à sa périphérie, même si, non décollable et intégrée à la composante minérale, elle ne mérite pas le nom de periostracum s.s.

La zonation de l'épithélium secrétoire du rebord palléal correspond à la pluralité des composantes coquillières :

- l'épithélium du repli moyen et du sillon supra marginal contigu, caractérisé par une forte teneur en RNA, en composés phénoliques, en polyphénoloxydase et peroxydase, doit fournir les matériaux constitutifs du periostracum tanné et surtout les éléments enzymatiques de son durcissement.

- le bourrelet de cellules glandulaires profondes et l'épithélium du repli externe, riche en RNA, en composés phénoliques, mais dépourvu de Dopa-oxydase, doit être concerné dans l'élabo-

ration du periostracum protéique et peut être en partie de la matrice organique de la couche prismatique.

- l'épithélium externe qui fait suite à la zone précédente, souligné en profondeur par une abondance de glycogène, est riche en phosphatase alcaline, qu'on peut impliquer dans le transfert du calcium.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de Timmermans, à propos notamment de Lymnea stagnalis. On soulignera, comme dans la plupart des descriptions antérieures, l'absence de calcium ionique insoluble histochimiquement décelable au niveau de l'épithélium. Il n'en existe que dans les sphérules de cellules conjonctives particulièrement abondantes sous la zone intermédiaire entre les deux bourrelets palléal et operculaire.

En conclusion : la comparaison du bourrelet operculaire antérieur et du bourrelet palléal postérieur chez Ocinebra se justifie sur divers plans. Deux structures voisines et symétriques présentent une zonation de territoires secrétoires, bien repérable par rapport aux amincissements significatifs de l'épithélium : la gouttière operculaire et le sillon supra-marginal. La lame operculaire homogène naît comme un épaississement de la lamelle hyaline, et même si l'on n'observe pas chez ce Gastéropode de pellicule cuticulaire périostracale homologue, le rapprochement se poursuit sur le plan histochimique. Dans les deux cas, il s'agit de l'élaboration d'une protéine aromatique qui subit un "autotannage" vraisemblable, sous l'effet d'un double système oxydasique. Si la polyphénoloxydase est localisée surtout au niveau de l'épithélium externe aux sillons et gouttières, la peroxydase est de répartition plus générale. Déjà impliquée dans le tannage du periostracum (Timmermans) ou de la radula (Ducros), c'est la première fois qu'on en fait état à propos du tannage de la matière operculaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMOUZOU, 1968. - Etude anatomique, histologique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Nucella lapillus L. D.E.S. inédit.

BEEDHAM G.E., 1954. - Properties of the non-calcareous material in the shell of Anodonta cygnea. Nature, 174, p. 750.

BEEDHAM G.E., et OWEN G., 1965. - The mantle and shell of Solemya parkinsoni (Protobranchia : Bivalvia). Proc. Zool. Soc. London, 144, p. 405-430.

BROWN C.H., 1950. - Quinonine tanning in the animal kingdom. Nature, 165, p. 275.

GRASSET M., 1970. - Etude embryologique, anatomique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Buccinum undatum L. (Gastéropode Prosobranche). Dipl. Hautes Etudes, Paris, inédit.

HILLMAN R.E., 1961. - Formation of the periostracum in Mercenaria mercenaria. Science, 134, p. p. 1754-1755.

LERCH, 1969. - Etude anatomique, histologique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez Viviparus fasciatus (Müll.), D.E.S. inédit.

TIMMERMANS L.P., 1969. - Studies on shell formation in Molluscs. Netherlands Jour. Zool., 19 ; 4, p. 417-523.

TRUEMAN E.R., 1950. - Quinone-tanning in the Mollusca. Nature, London, 165, p. 397.

VOVELLE J., 1967. - Histochimie : sur l'opercule de Gibbula magus (L.). Gastéropode Prosobranche . édification, nature protéique et durcissement par tannage quinonique. C.R. Acad. Paris, 264, p. 141-144.

VOVELLE J., 1969. - Elaboration de la matière operculaire chez Tricolia pullus L. Gastropoda Prosobranchia. Malacologia, 9, 1, p. 293-294.

VOVELLE J., 1969. - Complexity of the opercular material in Astralium rugosum L. Proc. Malacol. Soc. London, 38, 6, p. 557.

VOVELLE J., 1970. - Etude embryologique, histologique et histochimique comparée de l'opercule chez Neptunea antiqua, Buccinum undatum et Nucella lapillus. Actes Congrès Soc. Fr. Malacologie, Caen, 7-12 sept. 1970. (Haliotis, 1, 1970).

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 191-193 (1972)

NOUVELLES DONNEES SUR L'HISTOCHIMIE DU CALCIUM DANS LE TISSU GLIO-INTERSTITIEL DES DORIDIENS (ETUDE ULTRASTRUCTURALE).

par G. NICAISE*

RESUME :

La méthode de localisation ultrastructurale du calcium à l'acétate de plomb a été pratiquée sur l'oesophage de Glossodoris tricolor. Elle révèle la présence de calcium à la périphérie des granules glio-interstitiels et au niveau d'une structure périodique déjà identifiée dans ces granules par la méthode de détection des sites anioniques au rouge de ruthénium. Ces résultats sont brièvement commentés.

SUMMARY :

Attempts to localize calcium in electron microscopy were made on the esophagus of Glossodoris tricolor, by a lead acetate technique. The method indicates the presence of calcium at the periphery of the glio-interstitial granules and at the level of a periodic structure. This structure has been already shown in those granules by the ruthenium red method for anionic sites. The results are briefly discussed

° °
°

La présence de charges négatives susceptibles de fixer les cations, mises en évidence par le rouge de ruthénium, de même que celle d'acétylcholinestérase, enzyme fréquemment impliquée dans les phénomènes de transport ionique, nous ont conduit à envisager la présence d'un réservoir ionique dans les granules glio-interstitiels des Doridiens (Nicaise, 1970).

Des essais préliminaires de détection cytochimique des cations et en particulier du sodium par la méthode au pyroantimonate tendaient à montrer que les concentrations maximales de cations décelables par cette méthode se situent au niveau des granules glio-interstitiels et des myocytes (Nicaise, 1971). Cependant cette méthode est criticable et ses résultats difficiles à interpréter. En particulier, à un pH compatible avec une bonne fixation la solution n'est pas stable et un précipité se forme facilement. D'autre part une pression osmotique satisfaisante pour la fixation (1100 à 1200 milliosmoles) ne peut être obtenue ni pas l'addition de KCl (voir Torack et La Valle, 1970) ni par l'addition de sucres, qui réagissent avec le pyroantimonate (voir Clark et Ackerman, 1971).

---

* Laboratoire d'Histologie et Biologie Tissulaire (E.R.A. - C.N.R.S. n° 183), et Centre de Microscopie Electronique appliquée à la Biologie, Université Claude-Bernard, 69 621 - Villeurbanne.

Toutefois l'incubation dans une solution d'oxalate pour révéler le calcium, selon la méthode utilisée par Costantin et coll. (1965) (la variante utilisée dans notre travail ne comprenait pas de préincubation en présence de sodium) a fourni des images comparables à celles qui étaient obtenues avec le pyroantimonate (Nicaise, 1971).

Des résultats complémentaires ont été acquis grâce à l'utilisation de la méthode à l'acétate de plomb de Carasso et Favard (1966). Sur la musculature oesophagienne de Glossodoris tricolor cette technique permet d'obtenir des images interprétables sans qu'il soit nécessaire de contraster les coupes (fig. 1). Le précipité de plomb est abondant au niveau des mitochondries (de façon cons-

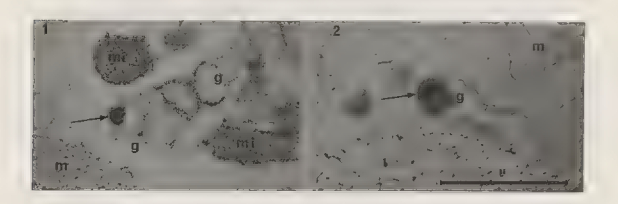


Fig. 1 - Oesophage de Glossodoris tricolor, méthode de Carasso et Favard.

Fig. 2 - Oesophage de Glossodoris valenciennesi, imprégné au rouge de ruthénium sans contraste ultérieur.

g : granule glio-interstitiel, m : myocyte, mi : mitochondrie.
La flèche indique un aspect 4

tante) et des muscles (dans la plupart des myocytes, avec des différences d'une cellule à l'autre). Il est toujours visible sur les cellules glio-interstitielles, bien qu'il soit généralement limité à la membrane des granules. D'autres dispositions sont parfois observées, de sorte que l'on peut répertorier quatre aspects de granules :

1 - absence de précipité,

2 - précipité limité à la périphérie des granules,

3 - précipité réparti sur toute la surface des granules (il n'est pas toujours possible de distinguer cette catégorie des mitochondries),

4 - précipité limité essentiellement à une structure d'aspect périodique, formant calotte à un pôle du granule.

Les trois premiers aspects sont comparables à ceux qui ont été décrits après utilisation du rouge de ruthénium pour la localisation des sites anioniques ou de l'acétylthiocholine pour la détection des cholinestérases (Nicaise, 1970). Le quatrième est également obtenu par la technique au rouge de ruthénium (Nicaise, 1973, et fig. 2).

Si comme nous le supposons le calcium est présent en abondance dans les granules glio-interstitiels, ce serait donc surtout sous forme masquée. La libération de ce calcium sous forme ionisée se ferait selon certains axes de la matrice du granule (aspect 4) et éventuellement dans toute sa masse (aspect 3).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CARASSO N., et FAVARD P., 1966. - Mise en évidence de calcium dans les myonémes pédonculaires de ciliés péritriches. J. Microsc. Paris, 5, p. 759-770.

CLARK M.A., et ACKERMAN G.A., 1971. - A histochemical evaluation of the pyroantimonate-osmium reaction. J. Histochem. Cytochem., 19, p. 727-737.

COSTANTIN L.L., FRANZINI-ARMSTRONG C., et PODOLSKY R.J., 1965. - Localization of calcium-accumulating structures in striated muscle fibers. Science, 147, p. 158-160.

NICAISE G., 1970. - Cytochimie ultrastructurale des granules glio-interstitiels d'un Gastéropode. 7ème Congr. Int. Micr. Electr., Grenoble, 3, p. 675-676.

NICAISE G., 1971. - Localisation ultrastructurale de calcium dans les granules glio-interstitiels d'un Gastéropode. J. Microsc. Paris, 11, p. 82

NICAISE G., 1973. - The Gliointerstitial System of Molluscs. Int. Rev. Cytol. 34, 251-332.

TORACK R.M. et La VALLE M., 1970. - The specificity of the pyroantimonate technique to demonstrate sodium. J. Histochem. Cytochem., 18, p. 635-643.

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 195-202 (1972)

LA COQUILLE DE SEPIA OFFICINALIS : STRIES ET INTERSTRIES, LEURS VARIATIONS EN RAPPORT AVEC L'ECOLOGIE DE L'ANIMAL.

par A. RICHARD*

Résumé :

Les coquilles de seiches récoltées en Manche présentent une ou deux zones de stries rapprochées (loges étroites) dont la signification est étudiée en fonction des hypothèses émises par Adam (relations avec le développement sexuel) et par Denton et Taylor (relation avec une croissance lente). En tenant compte des résultats d'élevage, il semble que le resserrement lamellaire, qui peut être provoqué par un déficit alimentaire, soit lié au rôle hydrostatique du sépion. Les loges étroites (stries resserrées) seraient élaborées lorsque l'animal vit en eaux peu profondes tandis que les loges larges (stries espacées) seraient formées lorsque la seiche (lors de l'hivernage) se déplace dans des zones d'eaux profondes (importants mouvements journaliers d'amplitude verticale).

Abstract :

The bone of cuttlefish caught in the Channel shows one or two zones of narrow chambers the meaning of which is studied with the theory expressed by Adam (bound to sexual ripening) and by Denton and Taylor (bound to a slow growth). With the results of rearing, it seems that the narrowing of chambers which may be the result of a malnutrition is perhaps bound to the hydrostatic function of the cuttlebone. The narrow chambers (close stripes) might be fashioned when the animal lives in shallow water whereas the wide chambers might be created when the cuttlefish (during the winter) swims in deep water (important vertical daily motions).

° °
°

INTRODUCTION

La description de la coquille de Sepia officinalis L. est due à Appellöf (1893). Celle-ci, encore dénommée sépion, os ou biscuit, est formée par un empilement de lamelles (cloisons) dont les limites s'observent bien sur la face ventrale (stries). Entre chacune des lamelles, un réseau de piliers ou trabécules maintient un espace ou interstrie (loge) qui, plus ou moins rempli d'azote et d'eau, assure une flottabilité variable à l'animal (Bert, 1867 ; Denton et coll., 1961a, b, c et d).

* Institut de Biologie Maritime et Régionale, B.P. 41, 62 930 – Wimereux.

Dans les coquilles récoltées en Manche, on note une ou deux zones où cet étagement des lamelles est en disposition plus serrée. La signification d'une telle irrégularité, dénommée bande Z par Denton et Gilpin-Brown (1961d) reste du domaine des hypothèses. Selon Adam (1941) "la croissance de l'animal est retardée par rapport à la formation des cloisons calcaires". Comme "chez les animaux d'une longueur de 7 à 8 cm, les organes génitaux commencent à se développer", cet auteur pense qu'il pourrait peut-être "exister un rapport entre ces deux phénomènes". Pour Denton et Taylor (1964), ces deux zones de chambres étroites qui apparaîtraient en Avril, représenteraient des périodes de croissance lente et pourraient d'ailleurs être utilisées comme repère de croissance.

Dans le cadre de notre étude bionomique de la seiche en Manche, il nous a paru intéressant, en tenant compte de ces hypothèses, d'essayer d'analyser nos résultats tout en les comparant aux conclusions apportées par l'élevage.

- Matériel et techniques.

Les coquilles dites "naturelles" (échantillonnage de 238 mesures) proviennent de seiches capturées au chalut. Pour simplifier l'étude graphique, elles ont été regroupées par quinzaine mensuelle en fonction de la date de prélèvement (années 1963, 1968, 1970 et 1971). Les coquilles d'élevage (59 sépions analysés pour cette étude) proviennent de seiches d'âge connu (élevage ab ovo) maintenues en bacs thermostatisés et soumis à des éclairements contrôlés.

Les mesures des interstries sont effectuées au moyen d'un oculaire micrométrique de loupe stéréoscopique sur la tranche des coquilles sectionnées longitudinalement.

Dans toutes les figures, chaque symbole porté en fonction d'une strie représente la moyenne des valeurs des interstries des coquilles du lot analysé.

A - Résultats.

I. Coquilles naturelles : analyse des résultats.

Les mesures des coquilles naturelles ont été groupées figure 1. Elles ne couvrent pas la totalité de l'année : le défaut de captures hivernales trouve son explication dans le cycle migratoire de cette espèce. On sait en effet (Mangold-Wirz, 1963 ; Richard, 1970) que dès la fin de l'été, les seiches quittent les eaux littorales. Puis, au fur et à mesure du refroidissement des eaux de la Manche, elles se dispersent pour gagner leur lieu d'hivernage situé probablement en bordure atlantique. Au printemps suivant, le retour des adultes, conditionné par le réchauffement des eaux, précède alors de quelques semaines celui des jeunes.

On peut vérifier que les différents graphiques de la figure 1 (Années 1970/1971) présentent des inflexions de tracé avec une seule bande de strie étroite (Z 1) dans les coquilles de petite taille (Juin à Octobre) et deux zones de resserrement lamellaire (Z 1 et Z 2) chez les adultes (Mai à Juillet). En observant les tracés, alignés suivant la hauteur minimale du premier resserrement lamellaire Z 1, on peut constater que le phénomène qui le provoque survient à une période sensiblement identique pour tous les animaux d'un même lot. On peut contrôler (figuré uniquement pour la 1ère quinzaine de Juin) que le tracé correspondant aux mesures de sépions d'adultes se superpose à celui obtenu par l'analyse des coquilles de jeunes capturés à la même époque. Le seconde zone d'interstries étroites (Z 2) s'observe uniquement dans la partie la plus récemment formée des coquilles de

seiches adultes. Elle ne paraît pas aussi bien délimitée dans le temps que la première : on note en effet cette diminution de Mai à Juillet. Le décours en est plus accusé : la valeur moyenne d'interstrie la plus étroite est beaucoup plus faible que pour Z 1 (Z 2 = 0,165 mm, Z 1 = 0,23 mm).

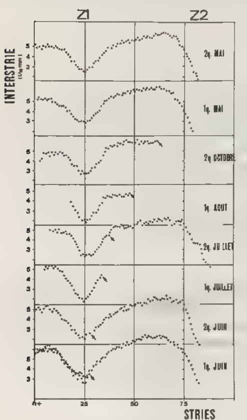


Fig. 1 - Variation comparée de la hauteur d'interstrie dans les coquilles de seiches récoltées par chalutage en Manche.

(Z1 : zone de resserrement lamellaire, repère d'alignement des tracés ; Z2 : zone de resserrement terminal ; 1q et 2q : première quinzaine et deuxième quinzaines mensuelles ; symboles points : sépions d'animaux jeunes ; symboles triangles : coquilles d'adultes ; flèches : hauteur de la dernière strie élaborée dans les coquilles d'animaux jeunes).

<u>Remarque</u> : Pour chaque strie, le symbole porté sur graphique correspond à la moyenne calculée des valeurs des hauteurs d'interstries mesurées sur les coquilles des animaux constituant le lot étudié.

La signification de telles irrégularités est à envisager en fonction des hypothèses émises par Adam, Denton et Taylor tout en les contrôlant par les résultats d'élevage.

1. Relation éventuelle entre resserrement lamellaire et développement sexuel : hypothèse d'Adam.

Adam (1941) notait une concordance entre le début du développement des organes génitaux et le resserrement lamellaire. Ce fait indéniable appelle néanmoins quelques remarques. Si cette observation de bande Z est constante en Manche, il ne semble pas que cela soit le cas pour toutes les coquilles de seiches (Mangold, 1966). Adam, dans ce même travail de 1941, mentionnait d'ailleurs "Chez les seiches de Méditerranée, cette zone de stries serrées est beaucoup moins distincte ou manque même complètement, tandis que chez les seiches de la côte africaine, elle manque également...".

Comme la maturité génitale survient tout autant chez les seiches de la Manche que chez les seiches africaines, il peut sembler douteux que ce phénomène seul occasionne chez les premières un trouble de croissance tandis qu'il ne modifie en rien la disposition lamellaire chez les secondes.

De façon à préciser cette remarque, nous avons fait appel à des contrôles en élevages expérimentaux. Comme nous avons pu montrer que l'éclairement photopériodique contrôle le développement sexuel des seiches (Richard, 1967a), nous avons comparé (figure 2) quatre lots d'animaux, issus d'une même ponte, élevés à une même température (13° C) mais soumis à ces cycles circadiens différents d'éclairement. En fin d'expérience, les animaux (15 seiches) des deux premiers lots soumis

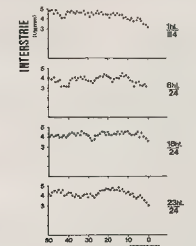


Fig. 2 - Variation comparée de la hauteur d'interstrie dans des coquilles d'animaux d'élevages placés à une même température de 13° C mais soumis à des éclairements photopériodiques différents (héméropériodes circadiennes de 1, 6, 18 et 23 heures).

Même remarque que pour la fig. 1.

à des héméropériodes de 1 h à 6 h sur 24 étaient en reproduction tandis que ceux du 3ème lot (7 seiches, 18 h de lumière sur 24) accusaient un retard de développement équivalent à deux mois, quant aux seiches du dernier lot (7 animaux, 23 L/24) elles étaient encore immatures. Si l'on examine, figure 2, les tracés des variations des interstries dans ces différents lots (la strie 1 correspondant à la lamelle la plus récemment formée) on ne peut remarquer de différence de hauteur qui soit en relation avec le développement des gonades (lots 1, 2 comparés aux lots 3, 4). L'interstrie moyenne est de 0,4 mm, elle décroît légèrement pour atteindre 0,3 mm en fin d'expérience.

2. Relation entre croissance lente et resserrement lamellaire : hypothèse de Denton et Taylor.

En tenant compte de la relation formulée par Denton et Taylor (1964) reliant hauteur d'interstrie et rythme de croissance, l'examen de la figure 1 permet de formuler quelques remarques. Le minimum de hauteur d'interstrie Z 1 qui correspondrait donc à un minimum de croissance surviendrait chez les jeunes seiches au cours du mois de Mai puis le rythme de croissance irait en augmentant jusqu'à la fin Juillet (hauteur d'interstrie indiquée par des flèches) pour atteindre un palier jusqu'au mois de Mai de l'année suivante.

Comme nous avons montré (Richard, 1966) que la température est un facteur essentiel de croissance pour la seiche, il paraît évident, si l'hypothèse avancée par Denton et Taylor se vérifiait, qu'un hiver particulièrement rigoureux (tel l'hiver 1962/1963) comparé à celui des années normales (1967/1968) par exemple, doive se traduire par une variation notable de la hauteur d'interstrie. Une comparaison des interstries mesurées sur des coquilles d'adultes récoltées pendant la seconde quinzaine de Juin des années 1963 et 1968 (Figure 3) ne permet pas de noter de différence entre les minima (0,2 mm) et les maxima (0,6 mm) des deux tracés. Seul diffère le nombre de stries élaborées pendant l'hiver entre Z 1 et Z 2 on compte 50 stries de 1962 à 1963 tandis qu'il y a environ 60 stries formées pendant la même période de 1967 à 1968. Cette augmentation sensible du rythme de formation des stries en relation directe avec la température est en accord avec ce que nous avons pu montrer précédemment par l'étude des lots d'élevages thermostatisés (Richard, 1969). Un hiver rigoureux semble donc ralentir à la fois la vitesse de croissance et le rythme d'élaboration des stries sans modifier la hauteur d'interstrie.

Pour préciser cette constatation, nous avons comparé quatre lots de seiches élevées à des températures contrôlées de 10, 15, 20 et 25° C. Nous avons pris uniquement en considération les

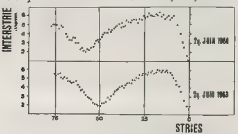


Fig. 3 - Variation comparée de la hauteur d'interstrie dans des coquilles d'animaux chalutés en Manche pendant la seconde quinzaine de Juin des années 1963 et 1968.

Même remarque que pour la fig. 1.

coquilles des animaux morts naturellement. La comparaison des tracés des hauteurs d'interstries reportées figure 4 permet de constater une similitude de décours variant de 0,4 mm pour la 50ème strie à 0,2 mm pour la dernière strie élaborée. Cette diminution régulière exprime peut-être un affaiblissement progressif des possibilités de synthèse calcique corrélatif de la sénilité selon un processus similaire à celui que nous avons formulé mathématiquement pour la croissance (Richard, 1971).

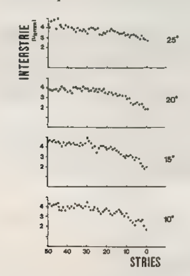


Fig. 4 - Variation comparée de la hauteur d'interstrie dans des coquilles d'animaux d'élevage soumis à des températures contrôlées de 10,15, 20 et 25° C.

Même remarque que pour la fig. 1.

Quoi qu'il en soit, la hauteur d'interstrie est indépendante de la température : elle n'est donc pas liée au rythme de croissance, résultats qui ne nous permettent pas d'accréditer l'hypothèse émise par Denton et Taylor.

B - Discussion - Conclusion.

Le bilan de l'analyse de ces résultats nous permet de douter des hypothèses avancées par Adam puis par Denton et Taylor et nous amène à constater l'absence de bande Z en élevage alors qu'elle existe de façon constante dans les coquilles récoltées en Manche. Il convient donc d'opérer un examen critique des conditions susceptibles d'amener une telle différence parce que particulières à l'un des deux ensembles de coquilles (nature ou élevage).

La formation des stries est par sa nature même un mécanisme de fixation du calcium. A notre connaissance, une différence marquée de concentration ionique n'a pas été signalée entre les différents secteurs de la Manche ; elle apparaît peu probable étant donné le brassage continuel des

eaux par les courants de marée. Il est donc plus vraisemblable de penser que si, effectivement, une différence de fixation de calcium existe, elle est d'origine alimentaire. Nous avons montré (Richard, 1967b), en comparant différents lots d'élevages alimentés différemment qu'une sous-nutrition se traduisait sur la coquille par une bande de stries resserrées comparables à celles d'une bande Z. La diminution de hauteur d'interstrie serait alors corrélative d'une mal-nutrition des seiches arrivant dans les eaux littorales. Ce manque nutritif pourrait être accusé par la migration qui augmente la dépense énergétique de même que les besoins intenses de nourriture exigés par les adultes au moment de la reproduction pourraient permettre de comprendre que la bande Z 2 soit aussi nettement marquée.

Cependant cette explication, pour aussi séduisante qu'elle soit parce qu'étayée par des résultats d'élevage, ne permet pas de justifier de la régularité d'un tel phénomène sur toutes les coquilles naturelles. Comme on a pu constater en élevage que la seiche, pour satisfaire sa faim, s'attaque aussi bien aux poissons, aux crabes et aux crevettes, proies de prédilection qui abondent dans les eaux littorales, il semble douteux qu'un déficit calcique puisse être subi par la totalité des animaux ! De plus, dans les coquilles d'élevage où les animaux sont placés pourtant dans des conditions optimales avec des proies à satiété, la hauteur maximale d'interstrie ne dépasse pas 0,4 mm (figures 2 et 4) alors que celle-ci dans les coquilles de seiches naturelles, dépasse 0,5 mm dès le mois d'Octobre (figure 1) et atteint 0,6 mm en hiver (figures 1 et 3). On peut penser que la variation de hauteur d'interstrie dans les coquilles naturelles est en relation avec la variation du rôle hydrostatique du sépion. Alors que les seiches sont au large, dans les eaux profondes, les mouvements de grande amplitude qu'elles doivent faire pour gagner la surface et retourner au fond et vice-versa, exigent une grande réserve de flottabilité d'où des interstries de grande heuteur tandis que, au fur et à mesure de leur approche migratoire du littoral, les animaux dont les mouvements sont d'amplitude plus réduite, n'élaborent plus que des stries de hauteur limitée (bande Z) qui, comme l'ont démontré Denton et Coll. (1961) ne contiennent que peu ou pas de gaz. Ainsi les bandes Z ne seraient que des repères écologiques indiquant un séjour dans des eaux peu profondes tandis qu'un large écartement lamellaire serait le témoin d'une présence dans des eaux profondes.

Avant d'apporter tout crédit à cette dernière suggestion, il convient d'attendre les résultats de la comparaison de l'évolution de l'interstrie entre des seiches capturées sur leurs lieux d'hivernage et maintenues ensuite en élevage et des seiches témoins naturelles séjournant pendant toute la mauvaise saison en Manche occidentale.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM W., 1941. - Résultats scientifiques des croisières du Navire Ecole belge "MERCATOR". III. Cephalopoda. Mem. Mus. Hist. nat. Belg., sér. 2, fasc. 21, p. 83-162.

APPELLOF A., 1893. - Die Schalen von Sepia Spirula und Nautilus. K. svenska Vetensk Akad. Handl., t. 25, n° 7 106 p.

BERT P., 1867. - Mémoire sur la Physiologie de la Seiche. Mém. Soc. Sci. phys. nat. Bordeaux, t. 5, p. 114-138.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1961a. - The buoyancy of the cuttlefish, Sepia officinalis L. J. Mar. biol. Ass. U.K., vol. 41, n° 2, p. 319-342.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1961b. - The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish. J. Mar. biol. Ass. U.K., vol. 41, n° 2, p. 343-350.

DENTON E.J. GILPIN-BROWN J.B. et HOWARTH J.V., 1961c. - The osmotic mechanism of the cuttlebone. J. Mar. biol. Ass. U.K., vol. 41, n° 2, p. 351-364.

DENTON E.J. et GILPIN-BROWN J.B., 1961d. - The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. J. Mar. biol. Ass. U.K., vol. 41, n° 2, p. 365-382.

DENTON E.J. et TAYLOR D.W., 1964. - The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of Sepia officinalis. J. Mar. biol. Ass. U.K., vol. 44, n° 1, p. 203-208.

MANGOLD-WIRZ K., 1963. - Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Vie et Milieu, suppl. 13, 285 p.

MANGOLD K., 1966. - Sepia officinalis de la Mer Catalane. Vie et Milieu, sér. A, t. 17, fasc. 2, p. 961-1012.

RICHARD A., 1966. - La température, facteur externe essentiel de croissance pour le céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 263, sér. D, p. 1138-1141.

RICHARD A., 1967a. - Rôle de la photopériode dans le déterminisme de la maturation génitale femelle du Céphalopode Sepia officinalis L. C.R. Acad. Sc., Paris, t. 264, sér. D, p. 1315-1318.

RICHARD A., 1967b. - Influence de la température et de la nutrition sur la forme et la striation de la coquille de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). C.R. Soc. Biol., Paris, t. 161, n° 3, p. 620-624, 2 pl.

RICHARD A., 1969. - The part played by temperature in the rhythm of formation of markings on the shell of cuttlefish (Sepia officinalis) (Cephalopoda Mollusca). Experientia, Basel, t. 25, p. 1051.

RICHARD A., 1970. - Rythmes sexuels chez les céphalopodes : Etude expérimentale du cycle biologique de la seiche (Sepia officinalis L.). Haliotis, 1972, vol. 2, n° 1, p. 43-47.

RICHARD A., 1971. - Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Univ., Lille I, AO 6479, vol. 1 : 264 p. vol. 2 : 104 fig., 42 pl.

TABLE DES MATIERES

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 203, 204 (1972)

LES SPHEROLITHES CALCAIRES DE FERRISSIA WAUTIERI

(Moll. Basomm. Ancylidae)

par M. RICHARDOT *

Le cycle biologique de Ferrissia wautieri peut se dérouler selon deux voies différentes : ou bien l'animal se reproduit sans modifier l'aspect de sa coquille (il demeure alors toute sa vie à l'état "ancyloïde"), ou bien, avant la reproduction, il développe un septum et entre en vie ralentie sous la forme septifère. Plus tard, il édifiera une nouvelle coquille et se reproduira sous la forme "post-septifère".

L'étude physiologique concernant le déterminisme de la formation du septum a été abordée en comparant les structures cristallines de la coquille et du septum. La diffraction des rayons X montre que dans les deux cas il s'agit d'aragonite. Cette similitude de structure laisse donc prévoir que les mêmes mécanismes internes président à la construction de la coquille et à l'élaboration du septum.

Les sphérules calcaires du conjonctif interviennent-elles dans ces mécanismes ?

Ces sphérules sont réparties dans tous les tissus conjonctifs de l'animal et en particulier au bord du manteau. Elles sont présentes, chez l'embryon, dès le 3è ou 4è jour du développement à 25°. Enfin, elles sont plus nombreuses et plus volumineuses chez les animaux d'automne que chez les animaux d'été.

Les techniques histochimiques mettent en évidence la présence de calcium dans ces concrétions. La méthode de Bunting permet d'identifier le dégagement gazeux (obtenu par dissolution à l'acide chlorhydrique dilué) comme étant du CO_2. La calcium est donc présent sous forme de carbonate.

Le pH acide de l'eau distillée provoque une dissolution lente des sphérules. La disparition du sel calcique laisse une trame à stries concentriques et radiales qui correspond sans doute au support organique des nodules.

Les études en microscopie électronique montrent sans aucune ambiguité qu'il s'agit de concrétions intra-cellulaires.

L'analyse minéralogique de ces nodules calcaires a été tentée au moyen de 4 techniques différentes.

---

* Département de Biologie animale et Zoologie, Université Claude Bernard LYON I, 43, boulevard du 11 novembre, 69 621 - Villeurbanne.

Par l'imprécision des résultats qu'elles fournissent, les méthodes de "coloration" ne nous ont pas permis une identification certaine de la forme cristalline des sphérules. Nous avons cependant pu observer que les concrétions calcaires d'un même animal peuvent se trouver dans des états de cristallisation variés, allant du calcaire amorphe à l'aragonite.

L'étude de la solubilité des sphérules à l'eau distillée fournit des résultats différents pour les animaux d'été et pour les animaux d'automne. En effet, dans le premier cas, les sphérules sont dissoutes en quelques heures (3 à 7), tandis que, dans le second, il faut attendre 24 heures ou plus pour voir se dissoudre la plupart des concrétions, quelques-unes seulement demeurant insolubles (calcite). L'état de cristallisation est donc plus poussé chez les animaux en hibernation.

En lumière polarisée parallèle, les sphérules présentent dans leur très grande majorité le phénomène de la croix noire : leur structure est donc sphérolithique. En lumière polarisée convergente, on a pu mettre en évidence les caractères optiques de quelques nodules seulement (biaxes, négatifs ; aragonite).

La faible dimension des cristaux nous a conduit à aborder l'analyse minéralogique par les techniques de diffraction électronique. Mais, les systèmes aragonitique et calcitique étant instables (ils se modifient sous le faisceau d'électrons), cette méthode ne nous a pas fourni de résultats nets. Tout au plus nous a-t-elle permis de confirmer ceux obtenus par l'étude de la solubilité des sphérules à l'eau distillée.

L'ensemble de cette étude nous conduit à penser que le carbonate de calcium ne cristallise pas directement dans un système cristallin unique. Il précipite sans doute sous forme de calcaire amorphe qui cristallise ensuite progressivement. La cristallisation atteint le système aragonitique et dans certains cas le système calcitique.

Les différences constatées entre les sphérules d'animaux d'été et les concrétions d'animaux d'automne nous permettent d'établir un rapprochement entre l'état de cristallisation du calcaire et le métabolisme général de l'animal. Les animaux d'été, à croissance rapide, ont des sphérules dont la cristallisation atteint, tout au plus, le système aragonitique ; tandis que, chez les animaux d'automne, à métabolisme général bas et à croissance lente, la cristallisation peut atteindre le système calcitique.

Ces résultats sont étayés par les observations faites sur des individus septifères qui, bien que récoltés en été, ont des sphérules qui présentent tous les caractères des sphérules d'animaux d'automne (nombre, volume, état de cristallisation).

L'ensemble de ces observations constitue, semble-til, une première indication sur le rôle de réserve que pourraient avoir ces cellules à calcium.

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 205-208 (1972)

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE DE L'AZOTE DE LA COQUILLE CHEZ L'HELICIDE DUNICOLE EUPARYPHA PISANA (Müller).

par C.F. SACCHI
et M.G. FILIPPI *

Matériel et méthode.

Cette note préliminaire ne contient que des moyennes brutes et relatives aux seuls phénotypes d'Euparypha pisana (Müller) possédant une ornementation complète, c'est-à-dire les quatre groupes typiques de bandes minces. L'élaboration statistique des résultats est en cours et, d'autre part, nous envisageons l'étude des phénotypes sans bandes ainsi que de quelques autres phénotypes, plus rares (fond rose, forme testudinea et semblables, c'est-à-dire à test corné-brun).

Un certain nombre de populations d'Euparypha pisana, vivant en milieu dunaire, mais dans des régions climatiquement assez différentes et sur des sols à différente teneur en calcaire (tableau) ont été étudiées. Seules des coquilles d'adultes ont été choisies pour nos analyses. Celles-ci ont suivi les techniques déjà adoptées précédemment (Gaudiosi et Sacchi, 1960 ; Sacchi et Gaudiosi, 1961) quant à la conservation et à la préparation du matériel. Cependant, une méthode plus uniforme a été choisie, ainsi que des réactifs plus sensibles, quoique plus délicats, pour le micro-kjeldahl. En effet, d'un côté l'analyse a toujours porté uniquement sur les tours les plus adultes de la coquille, avec exclusion donc des tours apicaux, les tours juvéniles, ainsi que de la columelle et du bourrelet péristomatique. De l'autre, nous avons remplacé les réactifs chlorhydriques par les sulfuriques. Cela explique, avec des divergences qui peuvent être dues à la distance dans le temps des premières analyses citées, ou attribuées au hasard de la récolte du matériel, des différences sensibles avec quelques-uns des résultats de ces deux notes, qui, d'ailleurs, ne portaient que sur un nombre exigu d'individus et de populations.

Tout le matériel analysé a été récolté en été, époque de reproduction active pour les populations à cycle annuel ; d'estivation, au contraire, pour les populations à développement biennal (Sacchi, 1971). Les récoltes ont été faites au cours des années 1969 à 1971.

---

* Istituto d'Ecologia animale dell'Università di Pavia (Italia).

Localité	Vie (durée)	calcaire sol %	N total	N acidos	Rapport % N ac. / N tot.
I. Batz	1	30-35	196,34	78,00	39,7
Santec	1	70-75	197,44	78,28	39,6
Kerfissien	1	65-70	190,92	76,86	40,3
Plogoff	1	30-35	193,02	76,96	39,9
Venezia	1	75-80	189,60	74,64	39,4
Fiumicino	2	10-15	176,08	67,24	38,2
Corfou	2	(+++)	171,36	66,18	38,6
Marchesana '69	2	traces	189,72	75,00	39,5
Marchesana '71	2	traces	192,42	77,50	40,3
id. épiphragmes			4337,62	1637,77	37,8

Tableau 1 - Azote total, azote acidosoluble (exprimés en mg sur 100 g de matière sèche analysée) et rapport N acidosoluble/ N total dans les coquilles d'Euparypha pisana (Müll.). Moyennes brutes de 10 analyses. Contenu % en calcaire du sol déterminé à l'aide du calcimètre de Dietrich Frühling.

Durée de vie : 1 = annuelle ; 2 = biennale.

Les animaux de Corfou ont été recueillis sur un sol calcaire dont nous n'avons pu analyser la teneur en $CaCO_3$.

L'examen du tableau nous permet de faire quelques remarques générales.

- Le rapport entre azote acidosoluble et azote total n'est jamais loin de 40 % environ. Cette valeur indique qu'il s'agit en grande majorité d'azote protidique, représentant la trame organique de la coquille.

- Dans les coquilles, les variations de la teneur en azote sont relativement modestes, même pour des populations géographiquement et écologiquement très éloignées entre elles. Il existe donc une remarquable stabilité de rapport entre la fraction organique et la fraction minérale du test dans l'espèce, et, sur ce rapport, les conditions environnantes n'exercent qu'une influence relativement modeste.

- Ces variations sont néanmoins intéressantes. Sur des sables assez riches en calcaires, elles paraissent surtout en rapport avec le climat général, qui détermine en même temps, imposant ou non aux animaux une estivation très dure et prolongée, une durée biennale ou simplement annuelle de la vie. Les coquilles bretonnes contiennent plus d'azote que celles de Rome-Fiumicino et de Corfou.

- Les coquilles des populations à longue estivationsont souvent plus lourdes et épaisses que celles des

populations annuelles (Sacchi, 1971). Toutefois, à part le matériel de Corfou, qui, n'étant pas si abondant que le reste, n'a pu être soumis à une analyse biométrique sérieuse, la taille des Euparypha bretonnes est typiquement beaucoup plus importante que celle de leurs congénères méditerranéens.

- A part le matériel de Corfou, les tests les plus lourds se rencontrent chez les escargots de Marchesana Marina, sur la côte nord-est de la Sicile, en province de Messine. Ils estivent pendant 3 à 4 mois ; certaines années même davantage, et leur vie n'est pas commode pour quelques mois encore. Pourtant, cette épaisseur, puisque les sables qu'ils habitent sont presque acalcaires, et qu'ils s'approvisionnent en calcium en exploitant surtout des milieux rudéraux existant à proximité, n'est pas obtenue, contrairement à Corfou, par une augmentation relative de la fraction minérale, c'est-à-dire par une diminution relative de la fraction protidique. En effet, l'azote total de la coquille rejoint presque, dans cette population sicilienne, des valeurs bretonnes. Quant à la différence rencontrée entre les analyses de 1969 et celles de 1971, tout en tenant compte des différences climatiques enregistrées entre ces deux saisons (1969 fut beaucoup plus chaud et sec que 1971) il se peut qu'elles dérivent surtout du hasard dans l'échantillonnage.

Ces considérations nous permettent de reprendre l'argument de la productivité -considérée au niveau autoécologique, ou plutôt physioécologique- de l'espèce, et d'encadrer ces problèmes dans un cadre mésologique plus précis.

Nous avions remarqué (Sacchi, 1971) que les littoraux méditerranéens sont bien moins productifs que les atlantiques pour E. pisana et pour d'autres Hélicidés dunicoles, qui sont pourtant considérés comme représentants typiques d'une faune circumméditerranéenne et classés souvent comme immigrés méridionaux sur les côtes de l'Europe atlantique par les Auteurs mitteleuropéens. En effet, sur les dunes qui bordent le Golfe de Gascogne et la Manche, une biomasse individuelle souvent plus importante est atteinte dans un temps à peu près égal à la moitié de la période nécessaire à atteindre l'âge adulte, avec une taille typiquement plus modeste, dans des milieux typiquement méditerranéens. Quant à la densité des peuplements, elle ne subit pas de variations considérables avec la latitude et le microclimat, mais plutôt avec des conditions locales.

En outre, là où une estivation sévère s'impose, une quantité plus importante d'énergie est utilisée par l'organisme pour sécréter un test plus épais (le test est productivement peu significatif, car il est surtout formé de matière minérale) ainsi qu'un épiphragme épais et lourd. Celui-ci, qui est abandonné par l'animal collé au substrat d'estivation, lorsque recommence la vie active en automne, contient une remarquable quantité de carbonate et de phosphate de calcium, mais est beaucoup plus riche en protéines (voir le tableau) que le test lui-même, et représente une perte remarquable pour l'énergétique de l'espèce, car il n'est même pas utile aux décomposeurs.

En milieu atlantique, donc, ainsi que dans quelques milieux à écologie subatlantique, comme à Venise, "c'est un cycle d'activité continu, sans vacances et sans grèves, qui exploite à fond les moyens de production de l'espèce, et qui utilise d'une manière plus complète la matière première disponible pour le produit fini. C'est bien ce qu'un économiste appellerait un système plus productif" (Sacchi, 1971).

En milieu méditerranéen, au contraire, la longue "vacance" productive de l'été, et la destination d'une remarquable quantité de l'énergie disponible non pas à la production d'une biomasse utilisable, mais à la construction de moyens de protection contre la dessication, indispensables pourtant à la survie de l'espèce, réduit au moins de 50 % la productivité d'Euparypha pisana.

Cette productivité se trouve cependant encore plus diminuée lorsque, comme à Marchesana Marina, un test épais doit être formé sans qu'il existe -comme par exemple à Corfou- une abondance locale de calcium. Le test épais de Marchesana est, en effet, à peu près semblable comme composition à celui de populations qui n'ont besoin que d'en sécréter un beaucoup plus mince, et

constitue donc une plus forte immobilisation de protéines pratiquement inutiles pour les niveaux trophiques les plus élevés du réseau alimentaire dont E. pisana fait partie (larves de Sarcophagines et de Carabides, Oiseaux, Rongeurs, homme...).

BIBLIOGRAPHIE

GAUDIOSI M.R., et SACCHI C.F., 1960. - Sul significato dell'azoto conchigliare nell'Elicide dunicola Euparypha pisana (Müll.). Rendic. Acc. Lincei, Cl. Sc. fis. mat. nat., 8, 29, p. 634-638.

SACCHI C.F., 1971. - Ecologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes méditerranéennes et atlantiques. Natura, Milano, 63, p. 277-358.

SACCHI C.F., et GAUDIOSI M.R., 1961. - Sul significato ecologico dell'azoto conchigliare nell'Elicide dunicola Euparypha pisana (Müll.). II - Analisi di fenotipi differenti in una singola popolazione. Rendic. Acc. Lincei, Cl. Sc. fis. mat. nat., 8, 30, p. 571-575.

° °
°

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 209-214 (1972)

IDENTIFICATION DE FRAGMENTS DE COQUILLES DE MOLLUSQUES DANS LES SEDIMENTS PALEOZOIQUES ET TRIASIQUES

par H. TERMIER *
et G. TERMIER **

RESUME :

Très peu de textures de Mollusques ont été décrites jusqu'à maintenant dans le Paléozoïque. Cependant, les roches sédimentaires anciennes renferment fréquemment des fragments bien conservés. Il devient donc possible de déterminer au moins la classe, et parfois de remonter jusqu'au genre en partant d'une surface fragmentaire n'excédant pas un millimètre.

ABSTRACT :

Rare are the Mollusc textures that have been described from Paleozoic. However sedimentary rocks often retain well preserved fragments. So it is now possible to define at least the class, sometimes the genus, from a surface piece not larger than one millimeter.

° °
°

Il peut être intéressant de préciser la position systématique de fragments souvent très ténus de Mollusques trouvés isolés dans les préparations microscopiques de sédiments anciens.

Dans le Dévonien et le Carbonifère inférieur du Maroc l'essentiel de nos trouvailles se réfère aux Pectinacés. Les sections observées présentent des structures très bien conservées dans le Famennien et le Missisipien, c'est-à-dire à l'orée de l'évolution du groupe. Bøggild (1930) avait remarqué la position particulière des Pectinidae dont la coquille comporte une couche d'aragonite entre deux couches de calcite ; il distinguait alors huit types différents dans lesquels un seul genre mésozoïque avait conservé sa couche d'aragonite.

---

* Professeur honoraire à la Sorbonne, Laboratoire de Géologie Structurale, Faculté des Sciences de Paris.

** Maître de recherche au C.N.R.S., Laboratoire de Géologie Structurale, Faculté des Sciences de Paris.

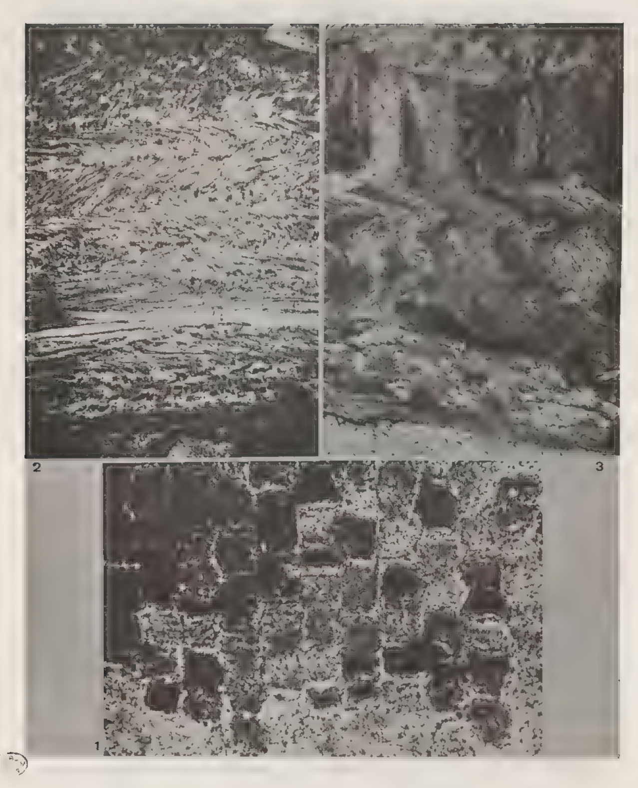


Fig. 1 – Euchondria sp., Viséen de Sidi-Bou-Saden (Maroc Central). Section tangentielle à la surface perpendiculaire aux prismes. Lumière polarisée (x 338)

Fig. 2 et 3 – Aviculopectinidé à texture en zigzag de Pectinidé, . Famennien inférieur de Dchar-Aït-Abdallah (Maroc Central). 2 exemplaires provenant de deux gisements différents : sections perpendiculaires à la surface. (x 146)

A . DESCRIPTION DE QUELQUES FRAGMENTS.

I - DYSODONTES.

1. Un cortex prismatique externe, calcitique, est bien mis en évidence des échantillons du Viséen de Sidi Bou Saden (Maroc central) où la section transversale des prismes constitue un pavement orthogonal régulier et dont le diamètre est d'environ 30 μ . Ce dessin de prismes à section carrée paraît identique à celui qui a été figuré par N. Newell (1937) pour des valves droites d'Euchondria levicula, du Pennsylvanien américain, mais dans cette dernière espèce le diamètre d'un prisme est seulement de 16 μ . Le genre Euchondria était connu jusqu'à présent du Mississipien au Permien supérieur (fig. 1-2).

2. Une zone prismatique moins précise se rencontre chez d'autres types de sections où l'on observe pratiquement le passage d'une couche de cristaux prismatiques à des structures plus fibreuses situées de part et d'autre. Nous citerons ici deux sections observées dans le Famennien II du Maroc central (Tichout bou Arar et conglomérat d'Aït Bou Imjane) (fig. 3-4). Dans ces deux cas la couche moyenne foliée dessine un double zigzag caractéristique, entre une couche externe prismatique à gros éléments et une couche interne lamelleuse, très oblique, subtangentielle, à éléments fins. Cette texture présente une grande ressemblance avec celle de Pecten aequivalvis du Lias (Aequipecten) figurée Bøggild (1930, pl. I, fig. 6) et aussi avec P. textorius, également du Lias (p. 267, fig. 8, n° 5). A ces dessins, Bøggild a donné le nom de structure lamellaire en zigzag, l'un des clivages de chaque lamelle de calcite étant presque parallèle à la surface de la coquille, l'extinction se produisant avec une obliquité de 16° alternativement vers la droite et vers la gauche. Aucune section de ce type n'avait jusqu'à présent été signalée dans le Paléozoïque. Jackson (1890) a montré que seule la valve droite de la coquille jeune des Pectinidés actuels offre une vraie couche prismatique. Effectivement Bøggild a remarqué que la couche calcitique supérieure de la coquille des Pectinidés jurassiques, crétacés et récents n'est jamais une véritable couche prismatique mais une couche irrégulièrement foliée passant à la couche moyenne. Il n'a rencontré de structures prismatique que dans les Pectinidés du Paléozoïque et du Trias dont il ne donne pas de figure. En fait, dans les coquilles étudiées ici, toute la partie à texture conservée semble avoir été calcitique. Il s'agit vraisemblablement d'une forme voisine d'Aviculopecten.

Newell (1937) indique que la couche externe de la valve droite des Aviculopectinidés est prismatique à tous âges, celle des deux valves plus rarement, tandis qu'elle est composée de calcite homogène à la valve gauche. Ce fait rapproche les Aviculopectinidés des Ptériidés.

3. Des plaques minces effectuées dans le test de Saharopteria pareyni Termier et Termier (1971) montrent que celui-ci était composé de lamelles calcitiques rarement parallèles entre elles, plus souvent entrecroisées, tendant vers une alvéolisation comparable à celle des Ostréidés qui est beaucoup plus franche. Il n'y a ni couche prismatique ni couche nacrée. Cette homogénéisation semble correspondre à la fixation par une valve.

4. Monotis sp. du Trias supérieur de Nouvelle Zélande (collection Grant-Mackie) appartient à un ensemble dont les coquilles minces sédimentées en grand nombre suggèrent un mode de vie nageur (Jefferies et Minton, 1965). La texture est presque exclusivement constituée par une couche foliée complexe (lamelles primaires allongées, irrégulières, perpendiculaires à la surface, s'éteignant obliquement en alternance vers la droite ou vers la gauche). Chacun de ces pseudoprismes est lui-même composé d'un empilement de nombreuses lamelles horizontales finement fibreuses et recoupé parfois par des plans plus importants (fig. 5).



Fig. 4 et 5 - Monotis sp., Trias supérieur de Nouvelle-Zélande. Sections perpendiculaires à la surface. fig. 4 (x 50) ; fig. 5 (x 338. Lumière polarisée) (x 338)

Fig. 6 - Bellérophontoïde ? Givétien-Frasnien de Dchar-Aït-Abdallah (Maroc Central). Section perpendiculaire à la surface. (x 146)

Fig. 7 - Scaphopode ou Gastéropode, Permien (Murghabien) d'Afghanistan Central (Al-e-Say). (x 146)

II - SCAPHOPODE OU GASTEROPODE

Une section provenant du Permien (Murghabien) d'Afghanistan (Al-e-Say) offre deux zones aragonitiques à texture entrecroisée. La zone la plus interne (en se fondant sur la courbure de la section) montre une orientation des lamelles tendant à l'individualisation de lames verticales longitudinales. La zone externe, dont les lamelles prolongent celles de la zone interne, mais ont une direction transverse, montre également la texture lamellaire croisée. Cette texture rappelle celle des Scaphopodes ainsi que celle des Gastéropodes du groupe ostracal.

III - BELLEROPHONTOIDE ?

Une section provenant du Givétien-Frasnien de Dchar Aït Abdallah nous offre une épaisse couche composée de lamelles dont l'apparence est régulièrement plissée et qui dessinent en outre un accroissement oblique à la surface. La couche interne, très mince, est formée de lamelles subtangentielles non plissotées. Mac Clintock (1967) a décrit une couche interne à texture croisée complexe dans un Bellerophontidé du Pennsylvanien dont la section paraît être très proche de celle que nous décrivons ici.

B . CONCLUSIONS

L'étude approfondie de la texture des Mollusques permet de se rendre compte de la diversité des arrangements qui en construisent les coquilles. La recherche systématique de leurs restes dans les sédiments anciens et leur confrontation avec des coupes dans des formes bien déterminées fournit dans un premier temps une méthode d'identification. Dans un second temps, on peut s'attendre à la mise au point d'une méthode précise pour la recherche des affinités phylogéniques des genres aujourd'hui sans descendance.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BØGGILD O.B., 1931. - The sehll structure of the Mollusks. Mus. Min. Geol. Univ. Copenhague, Pal. 31.

JEFFERIES R.P.S., et MINTON P., 1965. - The mode of life of two Jurassic species of Posidonia (Bivalvia). Palaeontology, 8 (1), p. 156-185.

MAC CLINTOCK C., 1967. - Shell structure of Patelloid and Bellerophontoid Gastropods (Mollusca). Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull. 22.

NEWELL N., 1937. - Late Palaeozoic Pelecypods : Pectinacea. Univ. Kansas, 10.

PAREYN C., TERMIER H. et TERMIER G., 1972. - Les Bivalves ostréiformes du Viséen saharien. Ann. Soc. Géol. Nord, t. 91, fasc. 4, p. 229.

TABLE DES MATIERES

Haliotis, vol. 2, n° 2, p. 215-219 (1972)

EXISTENCE D'UNE MATRICE PROTEIQUE DANS LES CALCULS PANCREATIQUES DE VERTEBRES SUPERIEURS COMPARAISON AVEC LES MATRICES PROTEIQUES A CALCITE DES MOLLUSQUES

par H. VERINE *
et H. LAFONT **

Résumé :

Les auteurs ont mis en évidence des acides aminés libres, des protéines solubles et des protéines totales dans les calculs pancréatiques provenant de cas de lithiase humaine et bovine. Ces calculs étant composés de 95,5 % de calcite, on peut supposer que le matériel protéique découvert joue un rôle de matrice, support de la minéralisation, comme dans les coquilles de Mollusques.

Abstract :

Free amino-acids, soluble proteins and non soluble proteins were demonstrated in pancreatice stones from human and cattle cases. These stones are mostly calcareous (95,5 %) ; therefore, it must be thought that proteins play the role of a precipitating matrix as in molluscan shells.

° °
°

Préambule

Il peut sembler curieux de venir présenter nos résultats sur l'existence d'une matrice protéique dans les calculs pancréatiques de Vertébrés supérieurs : l'Homme et le Boeuf, devant un Congrès de Malacologie.

Aussi n'est-ce pas un exposé détaillé de nos résultats, bien que certains soient encore inédits, que nous allons faire ici, mais apporter une modeste contribution à la discussion du phénomène général que constitue la précipitation du carbonate de calcium sur matrices protéiques, à l'état normal comme à l'état pathologique. Il nous faudra certes rappeler très brièvement nos résultats ,

---

* Unité de Recherches Chirurgicales I.N.S.E.R.M. - Hôpital Edouard Herriot, pavillon M - 69 003 - LYON.

** Unité de Recherches de Pathologie Digestive, I.N.S.E.R.M. - 46, chemin de la Gaye - 13 009 - MARSEILLE.

mais ce n'est pas là le but de notre intervention.

Disons que c'est parce que les très nombreuses recherches sur les matrices des Coquilles de Mollusques ont constitué pour nos études un fil directeur, qu'il nous a semblé normal de présenter ici nos résultats.

Résumé de nos recherches :

Nos recherches sur les calculs pancréatiques de Vertébrés supérieurs, surtout ceux du Boeuf qui sont plus abondants, mais aussi ceux de l'Homme, ont précisé leur composition chimique (Vérine 1971, 1972). Le constituant principal est le carbonate de calcium : 95,5 %, (Périnet ,Vérine, Lafont et Haladjian, 1972), présent sous la forme de calcite chez l'Homme (Perrin, Thozet et Vérine , 1969), comme chez le Boeuf (Mallet-Guy, Perrin, Thozet et Vérine, 1969).

Par ailleurs, la présence d'azote et d'hydrogène dans les calculs bovins (0,53 % et 0,67 % respectivement) comme dans les calculs humains (0,56 % et 0,48 %) incite à postuler la présence de protéines, celles par exemple qui existent dans le suc pancréatique et qui baignent en permanence les calculs.

Nos dernières recherches ont montré l'existence de protéines dans les calculs bovins (Vérine et Lafont, 1972) et humains (Vérine et Lafont, 1972). Il semble donc que l'on puisse parler d'une matrice protéique support de carbonate de calcium dans les calculs pancréatiques des Vertébrés supérieurs, bien que la preuve morphologique, ultrastructurale, manque encore.

Dans les calculs pancréatiques bovins, nous avons mis en évidence des acides aminés libres (m = 130 micromoles/100 g), des protéines solubles (m = 60 mg/100 g), ainsi que des acides aminés totaux après hydrolyse des protéines solubles dans l'eau et après hydrolyse des protéines totales de la poudre brute (m = 452 micromoles/100 g).

Dans les calculs pancréatiques humains, nous avons seulement déterminé les acides aminés totaux après hydrolyse des protéines totales.

De ces recherches sur les protéines des calculs pancréatiques, trois faits semblent ressortir :

1. Variabilité des teneurs en acides aminés libres et en protéines d'un cas à l'autre chez l'Homme et chez le Boeuf ;

2. Similitude intraspecifique des "profils" individuels des protéines totales, c'est-à-dire des pourcentages des différents acides aminés d'un cas à l'autre ;

3. Similitude interspécifique des profils moyens des protéines totales des calculs humains ou bovins.

Un quatrième fait peut être présenté à titre d'hypothèse de travail : le profil des protéines solubles serait différent de celui des protéines totales. Ceci demande à être vérifié.

Discussion :

Nos recherches sur les protéines des calculs pancréatiques appellent trois types de commentaires, en procédant du particulier au général.

En premier lieu, il est important pour la suite de nos recherches d'avoir montré que la similitude des calculs pancréatiques humains et bovins porte sur tous les caractères jusqu'ici étudiés : teneur des éléments minéraux (Vérine 1971, 1972), degré de minéralisation (Périnet, Vérine, Lafont et Haladjian, 1972), nature du principal constituant (Périnet, Vérine, Lafont et Haladjian, 1972), forme cristallographique du carbonate de calcium (Perrin, Thozet et Vérine, 1969 ; Mallet-Guy, Perrin, Thozet et Vérine, 1969), enfin profil des protéines sur lequel nous insistons ici. Cette similitude est en effet très importante sur le plan pratique car, malgré les différences multiples qui séparent les Bovins de l'Homme, on peut utiliser leurs calculs pancréatiques pour continuer les recherches sur les mécanismes de la lithogenèse pancréatique avec plus de commodité, les calculs d'origine bovine étant beaucoup plus abondants que les calculs d'origine humaine.

En second lieu, il faut rapprocher nos résultats de ceux des recherches sur les Coquilles de Mollusques (Grégoire et Voss-Foucart, 1970). La comparaison graphique des profils ne met pas en évidence de ressemblance notable (Voss-Foucart, communication personnelle, 1972), si ce n'est la richesse en acides aminés di-acides ; nous y reviendrons. En tous cas, les protéines des calculs pancréatiques semblent plus proches de celles des Coquilles de Mollusques que de celles de l'os des Vertébrés, l'hydroxyproline caractéristique de l'os étant absente dans celles-ci comme dans celles-là.

On doit ici mentionner une autre ressemblance entre les protéines des coquilles de Mollusques et celles des calculs pancréatiques. En effet, Meenakshi, Hare et Wilbur (1971), travaillant sur les coquilles de Bivalves, viennent de montrer l'existence de deux types de protéines qui diffèrent par leur solubilité et par leur profil en acides aminés : la matrice soluble est riche en acides aminés di-acides ; au contraire, la matrice insoluble est riche en acides aromatiques. Or, il semble bien que les dosages que nous avons effectués sur protéines solubles et sur protéines totales révèlent deux profils différents. Il faut cependant préciser que nous n'avons pas suivi le même protocole que Meenakshi et ses collaborateurs, qui étudient séparément les protéines solubles et les protéines insolubles ; de notre côté, nous avons étudié les protéines solubles et les protéines totales, ces dernières comprenant un mélange de protéines insolubles et de protéines solubles. Nous serons donc amenés à reprendre cette question en étudiant les protéines du surnageant et les protéines du culot de même origine.

En troisième lieu, la richesse des protéines des calculs pancréatiques en di-acides comme celle des protéines des coquilles amène à poser la question beaucoup plus générale du mécanisme par lequel les matrices protéiques assurent, ou du moins autorisent, la précipitation du carbonate de calcium.

On doit constater que les protéines des calculs pancréatiques comme celles des coquilles de Mollusques, comme aussi celles des coquilles d'oeufs d'Oiseaux et de Reptiles (Krampitz, Erben et Newesely, 1970), sont riches en di-acides. On peut donc penser que les fonctions COO^- interviennent pour fixer le calcium du carbonate, cependant que les ponts hydrogènes interviendraient également (Matheja et Degens, 1968).

A côté de cette fonction de fixation du calcium, dévolue aux protéines riches en di-acides, on doit admettre l'existence d'une protéine jouant le rôle de ciment intercristallites et pour laquelle le phénomène de tannage quinonique décrit par Vovelle (Vovelle, 1965) pourrait intervenir.

Conclusions.

En résumé, et pour conclure, nous avons montré l'existence de protéines dans les calculs pancréatiques de Vertébrés supérieurs. On peut estimer que ces protéines ont un rôle de matrice analogue à celles des coquilles de Mollusques, intervenant dans le processus de biocristallisation du carbonate de calcium par leur richesse en di-acides, dans un cas comme dans l'autre.

Continuant à exploiter le fil conducteur que constituent pour nous les recherches sur les matrices organiques des coquilles de Mollusques, il nous reste à étudier les aspects morphologiques de la matrice des calculs pancréatiques, puis l'existence de différents types de protéines, avant d'aborder les phénomènes de précipitation du carbonate de calcium.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GREGOIRE Ch., & VOSS-FOUCART M.F., 1970.- Proteins in shells of fossil Cephalopods (Nautiloids and Ammonoids) and experimental simulation of their alterations. Arch. Intern. Physiol. Biochim., 78, p. 191-203.

KRAMPITZ G., ERBEN H.K., & NEWESELY H., 1970.- Ultrastrukturen, Aminosäuren-Spektren und Mineralgehat von Eischalen bei Vögeln und Reptilen. Symp. Intern. Biominéral., Mayence, C.R., p. 15.

MALLET-GUY P. PERRIN M., THOZET A., & VERINE H., 1969.- Etude radiocristallographique de calculs pancréatiques et d'un calcul salivaire d'origine humaine. C.R. Soc. Biol., 163, p. 1838.

MATHEJA J., & DEGENS E.T., 1968.- Molekulare Entwicklung mineralisations fähiger organischen Matrizen, N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 4, p. 215-229.

MEENAKSHI V.R., HARE P.E., & WILBUR K.M., 1971.- Amino acids of the organic matrix of neogastropod shells. Comp. Biochem. Physiol., 40 B, p. 1036-1043.

PERINET G., VERINE H., LAFONT R. & HALADJIAN J., 1972. - Etude thermique de calculs pancréatiques humains et bovins. C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D, t. 274, p. 3303 - 3305.

PERRIN M., THOZET A., & VERINE H., 1969.- Etude radiocristallographique de calculs pancréatiques d'origine bovine. C.R. Soc. Biol., 163, p. 187-189.

VERINE H., 1971.- Constituants minéraux des calculs pancréatiques bovins. C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D, t. 273, p. 2154-2156.

VERINE H., 1972.- Principaux constituants minéraux des calculs pancréatiques humains. Soc. Biol. Lyon, à paraître.

VERINE H. & LAFONT H., 1972.- Présence d'acides aminés libres et de protéines dans les calculs pancréatiques bovins. Composition en acides aminés des protéines solubles et des protéines totales. Note soumise à l'Académie des Sciences, Paris.

VERINE H., & LAFONT H., 1972.- Présence d'acides aminés libres et de protéines dans les calculs pancréatiques humains. Composition en acides aminés de ces protéines. Note soumise à l'Académie des Sciences, Paris.

VOSS-FOUCART M.F., 1972.- Données biochimiques relatives aux trames organiques des coquilles de Mollusques. Colloque de la Soc. Fr. de Malacologie, Besançon.

VOVELLE J., 1965.- Le tube de Sabellina alveolata (L.), Annélide Polychète (Hermellidae), et son ciment. Etude écologique, expérimentale et histochimique. Thèse Sci., Paris, n° 5301.

TABLE DES MATIERES

SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

fondée en 1969

Siège social : 55, rue de Buffon, 75005 - PARIS. Tél. : 331-38-95.

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'EXERCICE 1972-1973
(COMPOSITION OF THE ADMINISTRATIVE COUNCIL FOR THE PERIOD 1972-1973)

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager et de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d' Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Généralordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membres, personnes physiques ou personnes morales (Laboratoires, Associations, Sociétés). Le montant annuel de la cotisation est de 35 F. pour les personnes physiques et de 50 F. pour les personnes morales. Il est payable par mandat ou chèque à l'ordre de la "Société Française de Malacologie, 55, rue de Buffon, 75005 - PARIS, C.C.P. 30 387-66 LA SOURCE".

Chaque membre de la Société reçoit des circulaires d'informations ronéotées ainsi que la revue "HALIOTIS" éditée par la Société. Parmi les circulaires, l'information bibliographique est diffusée aux membres par une liste de tous les travaux malacologiques reçus au Siège Social au cours de chaque trimestre (quatre circulaires bibliographiques dans l'année).

Toutes demandes, d'adhésion ou de renseignements, doivent être adressées au Secrétariat de la Société.

Directeur de la Publication	: Le Président de la S.F.M.
Comité de rédaction	: Le Conseil de la S.F.M. et les Membres étrangers invités au Conseil.
Secrétaire de rédaction et Gérant	: G. TRUC.

Imprimé à Brest

Dépôt légal : Décembre 1973

10 17